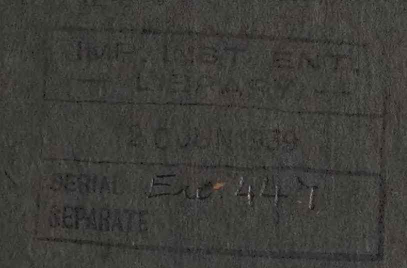
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL



ТОМ XVII ВЫП. 6
VOLUME XVII FASC. 6

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА * 1938

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН акад. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ
FONDÉ PAR A. N. SEWERZOW

ТОМ XVII
ВЫПУСК 6

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА * 1938

Адрес редакции: Москва 9, ул. Герцена, 6, Ин-тут Зоологии МГУ, редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 6

ПАМЯТИ СЕРГЕЯ АЛЕКСАНДРОВИЧА БУТУРЛИНА

Г. П. Дементьев

В ночь на 22 января 1938 г. после непродолжительной болезни, почти внезапно, скончался Сергей Александрович Бутурлин.

Советская наука в течение немногих лет после смерти П. П. Сушкина и М. А. Мензбира теряет в лице его третьего крупнейшего орнитолога старшего поколения. Более того, с С. А. Бутурлиным в прошлое ушел и последний из тех ученых, работа которых определяла развитие у нас орнитологии в начале текущего столетия и подготовила поле для исследований советских орнитологов и развития орнитологии в послереволюционные годы. Деятельность С. А. Бутурлина не прекращалась до самого последнего времени, так что он являлся живым связующим звеном между старшим, средним и младшим поколением наших орнитологов.

Жизненный путь Сергея Александровича как ученого был не вполне обычен. Бутурлин-зоолог начал формироваться еще с юношеских лет, даже с детского возраста. Охотиться он начал, кажется, в возрасте восьми лет. Богатая природа родных мест—в молодости своей он много времени проводил в б. Корсунском уезде Симбирской губернии, где в бассейне Суры и прилегающих обширных присурских лесах в изобилии водились всякие птицы и звери—способствовала развитию научной любознательности молодого охотника. Учился С. А. Бутурлин в Симбирской гимназии и еще на школьной скамье приступил к собиранию зоологических материалов и к изучению животного мира среднего Поволжья. Однако по тем или иным причинам Сергей Александрович не пошел на естественное отделение физико-математического факультета. Высшее образование он получил юридическое. Казалось бы, что дальнейшая деятельность С. А. Бутурлина должна итти вдалеке от научной работы. На самом же деле С. А. Бутурлин, не занимая никакого официального положения в академических кругах, да и не стремясь к этому, уже в начале текущего века, будучи сравнительно молодым человеком—в возрасте около 30 лет, занял выдающееся место среди наших естествоиспытателей. Кроме замечательной одаренности Сергея Александровича и его широкой эрудиции, этому результату он обязан своей совершенно исключительной работоспособности. За исключением самого непродолжительного времени, необходимого для отдыха, он работал буквально весь день с утра до поздней ночи; такой распорядок дневных занятий оставался у него неизменным. Вспоминается характерный разговор. Около шести лет назад, когда автору этих строк приходилось часто видеться с Сергеем Александровичем по поводу одной задуманной совместной работы, ему доводилось слышать от Сергея Александровича приглашение «заходить когда угодно, хоть в час ночи». И такое несколько необычное приглашение не было ни фразой, ни шуткой. Каждый, знавший С. А. Бутурлина более или менее хорошо, мог видеть, что лампа на рабочем столе Сергея Александровича горела далеко за полночь. Вместе с тем каждый, обращавшийся к Бутурлину за советом или помощью,

мог быть уверенным в получении просимого без отказа и без задержки. Отзывчивость и предупредительность Сергея Александровича были так неисчерпаемы, что он никогда не давал кому-либо из своих многочисленных посетителей почувствовать, что удовлетворение их просьб отнимает у него время или вызывает известные затруднения. Многие, быть может, поэтому не понимали, что время Сергея Александровича было занято, как говорится, доотказа. Кроме того, это свойство Бутурлина несомненно способствовало тому, что он пользовался такими большими симпатиями, уважением и популярностью среди широких кругов любителей природы и охотников. Это же способствовало сосредоточению в руках Бутурлина массы всякого рода интересных фактов и наблюдений, сообщаемых ему его многочисленными корреспондентами (таким образом, например, в научную литературу впервые проникли сведения, собранные В. Е. Ушаковым, о гнездовой области редкого кулика — бекасовидного веретенника).

Указанные здесь особые черты работы Сергея Александровича в значительной мере связываются с тем, что деятельность его во всех отраслях тесно была связана с запросами и требованиями практической жизни. Такое тесное и гармоническое сочетание больших теоретических вопросов и высокого научного уровня, с одной стороны, и учета практических нужд, с другой — было характерной чертой работы С. А. Бутурлина.

Официальная деятельность С. А. Бутурлина с 1897 по 1918 гг. протекала в должности мирового судьи, с 1918 г. он начал работать в различных советских учреждениях, в частности, в органах Народного комиссариата земледелия, где он много сделал для организации у нас рационального охотничьего хозяйства, и в Комитете Севера при ВЦИК, откуда он в 1930 г. ушел на пенсию в связи с заболеванием туберкулезом, поразившим у него почку и позвоночник. Хотя позднее, с 1933 г., здоровье Сергея Александровича значительно улучшилось, он все же с этого времени стал заниматься только научной, общественной и литературной деятельностью. Круг работ его был крайне обширным: он был членом редакций и научных советов многих издательств, ведающих вопросами охоты и охотничьего промысла, входил в состав руководящих органов охотничьих организаций, постоянно консультировал Народный комиссариат земледелия по охотничьим вопросам, был членом и Председателем многих комиссий по выработке улучшенных и новых типов охотничьего оружия, членом Комитета по заповедникам при президиуме ВЦИК, членом совета Всероссийского общества охраны природы и т. д.

Несмотря на многосторонние обязанности, научная деятельность Сергея Александровича была не только глубока и содержательна, но и разнообразна. Он справедливо считался лучшим в нашей стране знатоком охотничьего дела и одним из основоположников охотоведения в качестве прикладной научной дисциплины. Этому способствовало то, что Сергей Александрович сам был не только блестящим полевым натуралистом, но и замечательным охотником. Охотничий опыт позволял Бутурлину максимально использовать все свои поездки и экскурсии для сбора зоологического материала и, например, за годовое колымское путешествие он при помощи своего препаратора А. К. Цельмина и с некоторым участием спутников по поездке собрал более 2000 птиц. Поездки на север помогли Сергею Александровичу ознакомиться и изучить в деталях охотничий промысел. На основании своего опыта Сергей Александрович много содействовал разработке отдельных вопросов охотоведения: биологических его основ, технической, экономической и правовой стороны.

Не касаясь в подробностях многочисленных трудов Сергея Александровича по охотоведению, укажем лишь, что он в начале текущего столетия выступил с критикой как с биологической, так и с хозяйственной точки зрения действовавшего с 1892 г. закона об охоте, а затем в целом ряде статей и докладов разработал ряд проектов относительно правил и сроков охоты. Сергей Александрович опубликовал обширный критический разбор выработанного в начале столетия особой правительственной комиссией проекта нового закона об охоте, отражавшего интересы лишь охотников-спортсменов и совсем не учитывавшего нужды промысловиков. Очень большое значение для критики этого проекта и для улучшения охотничьего дела имели доклады Бутурлина на состоявшемся в 1910 г. в Москве Всероссийском съезде охотников. Провести в жизнь предложенные в его докладах принципы удалось только после Октябрьской революции, когда они нашли свое отражение в резолюциях 2-го съезда Всекохотсоюза в 1921 г. и были утверждены Президиумом ВЦИК в 1922 г. Активное участие Сергей Александрович принимал и в выработке нового закона по охотничьему делу—Положения об охоте в РСФСР, утвержденного в 1930 г. В дальнейшем он продолжал проявлять самый живой интерес к улучшению охотничьего дела в нашей стране. Сотрудничая в охотничьих журналах и издательствах, Бутурлин много способствовал ограничению весенней охоты, рационализации сроков и способов охотничьего промысла, наконец, широко знакомил охотников с биологическими вопросами, имеющими отношение к охоте. Сергей Александрович много работал в области изучения и усовершенствования различных видов охотничьего оружия, в области стрелкового дела и являлся автором ряда получивших широкое распространение книг по этим вопросам, в частности, обширной двухтомной монографии о стрельбе пулей (1912—1913) и выдержавшей семь изданий книги «Дробовое охотничье ружье и стрельба из него».

Не касаясь географических работ С. А. Бутурлина, перейдем к его деятельности в качестве зоолога. Как зоолог, Сергей Александрович интересовался главным образом птицами и заслуженно пользовался мировой репутацией в качестве орнитолога. Впрочем он превосходно знал и охотничьих и промысловых млекопитающих, опубликовав, в частности, в 1913 г. весьма содержательные наблюдения над млекопитающими, сделанными во время Колымской экспедиции 1905 г., а в 1934 г.—популярную монографию лосей. Орнитологические сборы и наблюдения Бутурлин начал в середине 80-х годов прошлого столетия в среднем Поволжье, с середины 90-х годов и до 1917 г. производил их в Прибалтике, в 1919/1920 г.—опять в Поволжье. Кроме таких постоянных и систематических сборов, он совершил ряд экспедиций в различные районы, главным образом на север. В 1900 г. он совместно с Б. М. Житковым ездил в б. Архангельскую губернию, на о. Колгуев и на Новую Землю. В результате этого путешествия Бутурлин опубликовал в журнале «Землеведение» большую работу с подробным описанием авифауны. В 1902 г. Сергей Александрович совершил вторичную поездку на о. Колгуев. Такие поездки служили для него прекрасной подготовкой для большой экспедиции на Колыму, совершенной в 1905 г. Эта экспедиция дала чрезвычайно много для познания фауны северо-востока Сибири, и собранные Бутурлиным сведения и коллекции до сих пор являются основным источником для познания географического распространения животных и фауны птиц обширного Колымского края. Результатом этого путешествия, помимо обширных ботанических и этнографических коллекций, энтомологических сборов, была полная коллекция пресноводных рыб, 200

экземпляров млекопитающих, около 500 яиц и до 2000 экземпляров птиц. В это путешествие Сергей Александрович открыл гнездовье розовой чайки, почти столетие остававшееся загадочным, сделал биологические наблюдения над редчайшими формами — очковой гагой, некоторыми куликами, белошейной гагарой, установил впервые общую картину географического распространения птиц в северо-восточной Сибири (кроме крайних восточных частей) и собрал исключительные по количеству и значению серии различных редких форм. Вообще говоря, едва ли какие-либо из зоологических экспедиций в текущем столетии за небольшое время и при наличии ряда официальных обязанностей у участников поездки (Сергею Александровичу поручено было наладить продовольственное снабжение Колымского края, нарушенное русско-японской войной) принесли бо́льшие научные результаты. На основании добытых материалов Сергей Александрович опубликовал большую статью об охотничьих и промысловых птицах низовьев Колымы, дал биологические очерки редких форм, в частности, розовой чайки, выяснил состав эндемичных подвидов в северо-восточной Сибири и описал ряд из них впервые, наконец, дал первый зоогеографический очерк распространения птиц в северо-восточной Сибири. Бутурлиным была закончена и сводка по птицам Якутии, но рукопись ее, к сожалению, погибла в связи со спешным отъездом его из Везенберга при наступлении германской армии в Прибалтике в 1918 г. Кроме колымского путешествия С. А. Бутурлин в 1909 г. предпринял поездку в Кулундинскую и Приалейскую степь, а в 1925 г. ездил по поручению Комитета Севера на Чукотский полуостров. Последней зоологической экскурсией Сергея Александровича была его поездка в 1936 г. в Северный край (б. Архангельскую губернию), из которой он привез орнитологические сборы для Зоологического музея Московского университета.

В области орнитологии интересы Сергея Александровича лежали в первую очередь в сфере вопросов систематики и орнитогеографии, а также вопросов изучения биологии птиц. Наравне с П. П. Сушкиным и М. А. Мензбиром он являлся у нас в предвоенные годы наилучшим знатоком птиц восточной Палеарктики. Систематический опыт Бутурлина и его «глаз» были удивительны. В этом ему помогала изумительная память и блестящее знание литературы. В последнем отношении Сергей Александрович, насколько мы знаем, оставался непревзойденным. Среди русских орнитологов Сергей Александрович был вместе с покойным Н. А. Зарудным виднейшим из пионеров изучения внутривидовой изменчивости и описания подвидов. Сергей Александрович обработал много групп птиц, куликов, многих чаек, часть сов и хищников, дятлов, поползней, соловьев, кукш, щуров, рыжеспинных ласточек, скворцов, соек, гусей-гуменников, фазанов, рябчиков, каменных глухарей и др. Разборы групп он не ограничивал одним изучением географической изменчивости и описанием подвидов, но всегда старался также дать общую характеристику группы и общедоступную ее диагностику в виде определительных таблиц. Всего Бутурлиным было описано 202 новых формы птиц, преимущественно из состава нашей фауны, кроме описания 15 новых родовых или подродовых групп. В качестве конечного итога своих систематических исследований Сергей Александрович стремился дать как бы полную инвентаризацию нашей фауны, полный список птиц нашей страны с описаниями и определительными таблицами. Совершенно ясно громадное значение такой работы. Несмотря на то, что в результате работ М. А. Мензбира, Н. А. Северцова и других орнитологов, фауна птиц России была по сравнению с другими группами животного мира изучена сравнительно

удовлетворительно, мы до самого последнего времени не имели книги, в которой хотя бы в сжатой форме содержались описания всех птиц нашей страны. Известная книга «Птицы России», опубликованная в 1895 г. М. А. Мензбиром, касалась только фауны Европейской России и Кавказа; остальные работы касались только отдельных районов, да и на карте в отношении изученности авифауны оставалось много «белых пятен». Единственная сводка «Зоография» Палласа была написана в самом начале XIX века и с фактической стороны стала естественно неполной. Отсутствие сводной работы по птицам России стало уже в первом десятилетии текущего века существенным тормозом для развития орнитологии, так как специалистам приходилось пользоваться или разбросанными по десяткам изданий сведениями, или иностранными сводками, а неспециалисты и любители лишены были, конечно, и такой возможности. Предпринятое в 1911 г. Академией Наук издание «Фауна России и сопредельных стран» в 1916 г. остановилось на третьем выпуске и не пошло по тем или иным причинам далее описания нескольких десятков видов. Понимая всю важность поставленной задачи, С. А. Бутурлин подходил к ее разрешению исподволь, опубликовав в 1901 г. свой известный обзор охотничье-промысловых птиц, а затем, обрабатывая отдельные группы, готовил уже полный определитель. К 1917 г. рукопись его была закончена, но затем вместе со многими другими более или менее законченными работами и с главной частью библиотеки Сергея Александровича она погибла при захвате Эстонии немецкими войсками. Таким образом, погиб плод почти двадцатипятилетней работы С. А. Бутурлина. Сознавая необходимость издания такой сводки, он, однако, вновь принялся за ее составление, исходя из того, что она «является современно необходимой как для разумной постановки охотничьего хозяйства, так и для многочисленных наших лесных и сельскохозяйственных деятелей, охотников, студентов и всех любителей природы вообще». Пробный выпуск нового определителя был выпущен Сергеем Александровичем в 1928 г. Однако вскоре туберкулезный процесс, серьезно развившийся или обострившийся, замедлил, а затем и приостановил продолжение этой работы. Впрочем Сергей Александрович вновь принялся за нее, когда я, получив предложение одного из московских издательств составить руководство для определения птиц СССР, предложил ему объединить эту работу вместе с намечаемой им, с тем чтобы мной были для нее обработаны воробьиные, хищники и совы, а им—остальные группы. Сергей Александрович, несмотря на болезнь, охотно принял это предложение и вновь принялся за определитель; с таким разделением труда работа пошла быстро, и книга вышла в свет в 1934-1937 гг. В нем Сергеем Александровичем написаны первый и второй томы, содержащие в себе описание промысловых и охотничьих птиц, и часть третьего тома, содержащая описание трубконосых, дятлов, козоедов, ракш, удодов, кукушек и стрижей. Своевременность и значение этой работы Сергея Александровича подтверждаются хотя бы тем, что в связи с ее появлением он получил буквально сотни писем от охотников, зоологов и краеведов из самых различных углов нашей страны; такой живой отклик доставил автору заслуженное и глубокое удовлетворение.

Для своих систематических работ Сергей Александрович использовал, кроме собранных им лично громадных материалов и обширных поступлений от сети своих корреспондентов, также и материалы различных центральных и местных музеев. Он обрабатывал частично, по отдельным группам или сборам, или полностью материалы музеев Академии Наук, Московского университета, Томского, Кавказского, Красноярского, Иркутского, Хабаровского, Владивосток-

ского, Псковского, Якутского, Семипалатинского, Троицкосавского, Петропавловского-на-Камчатке. Такая работа Бутурлина способствовала и улучшению постановки дела в перечисленных здесь провинциальных музеях, так как, во-первых, в большинстве случаев результаты обработки их материалов в том или ином объеме публиковались, а затем они имели надлежащим образом обработанный и определенный материал. Сам Сергей Александрович путем долгой и напряженной работы собрал чрезвычайно ценную и обширную коллекцию птиц, являвшуюся в предвоенные годы одним из основных источников для изучения фауны птиц России. В ней, помимо множества типов описанных Бутурлиным форм, находилось множество редких и мало известных видов, например, розовые чайки и их птенцы, тяньшанские большие пестрые дятлы, большие серии соколов-сапсанов, очковых гаг, чернобрюхие овсянки, бекасовидные веретенники, малые кроншнепы и т. д. Особенную ценность коллекции Бутурлина составляло то, что большинство видов представлены были в ней большими сериями. Сергею Александровичу и в этой области принадлежит ценная инициатива. Можно добавить, что в 1924 г. Сергей Александрович пожертвовал свою коллекцию (часть ее, к сожалению, до передачи погибла при указанных выше обстоятельствах) Зоологическому музею Московского университета, где она и хранится.

Не меньшее значение, чем систематические работы Сергея Александровича в области орнитологии, имели и его фаунистические и зоогеографические исследования. Будучи тесно связанными с систематическими задачами, они вместе с тем всегда были богаты экологическим содержанием. Это можно сказать и о написанной им совместно с Б. М. Житковым книге о птицах б. Симбирской губернии, и о его совместной с А. Я. Тугариновым работе по птицам б. Енисейской губернии и о других работах. Сергей Александрович много сделал для изучения перелетов птиц, будучи одним из виднейших инициаторов кольцевания птиц в СССР, опубликовав ряд исследований о направлениях перелетов птиц, о строе перелетных стай, о миграциях полуоседлых видов (в частности, им подробно освещено явление миграций у серых куропаток). Им впервые описано гнездование розовой чайки, очковой гаги и других мало известных форм, а также дана превосходная сводка по биологии и географическому распространению куликов.

В своих работах С. А. Бутурлин простым и понятным для всякого читателя языком излагал любой, хотя бы и специальный, вопрос, притом отнюдь не впадая в вульгаризацию. Здесь уместно вспомнить, что Сергей Александрович был одним из наиболее замечательных по своему простому, ясному и живому языку писателей среди наших зоологов.

В отношении выяснения распространения птиц главная заслуга Сергея Александровича лежит в области точного выяснения ареалов отдельных форм; немало сделано им и для установления состава фаун отдельных районов. Многие из отдельных результатов таких исследований он опубликовал в виде серии заметок под названием «Интересные находки». Из отдельных районов, для изучения фауны которых он сделал особенно много, следует упомянуть, кроме Поволожья, Колымского края, Приенисейской Сибири, также еще и Кавказ, о. Колгуев, о. Медный, а главным образом Дальний Восток. Описанию фауны этих частей территории СССР С. А. Бутурлин посвятил ряд больших и содержательных статей и исследований. Сергей Александрович, наконец, являлся инициатором и основным автором проекта большого атласа распространения охотничьих и промысловых зверей и птиц СССР, осуществляемого в

настоящее время Военно-охотничьим обществом и Академией Наук СССР.

Сотрудничество Сергея Александровича по орнитологическим вопросам в ряде охотничьих изданий (Псовая и ружейная охота, Наша охота, Охотник, Украинский охотник и рыболов, Боец-охотник и др.) значительно способствовало развитию и повышению научных интересов среди охотников и распространению среди них научных сведений. Участие Бутурлина в различных научных изданиях было также очень обширно: его статьи печатались во всех крупнейших зоологических и орнитологических изданиях. Особенно же значительным было его участие в журнале «Орнитологический вестник», объединявшем перед войной русскую орнитологию. Помимо десятков оригинальных статей, Сергей Александрович вел в нем отдел библиографии и принимал весьма активное участие в редактировании журнала. Общий результат деятельности Бутурлина был громаден: около 2000 статей и заметок и несколько десятков книг вышли из под его пера за пятьдесят лет работы, за начало которой он считал 1888 г.

Разносторонная деятельность Бутурлина получила признание с самых разнообразных сторон. В нашей стране он являлся одним из самых авторитетных и популярных зоологов. Он был действительным и почетным членом многих советских и ряда иностранных ученых обществ, в частности одним из немногих почетных членов Американского орнитологического общества и старейшим иностранным членом Британского орнитологического общества. На состоявшемся в 1910 г. Четвертом международном орнитологическом конгрессе он был избран одним из президентов конгресса, а затем с 1910 по 1913 г. состоял членом Международного орнитологического комитета. Многие орнитологи, в частности Н. А. Зарудный, Э. Хартерт, Г. В. Лоудон, В. Б. Баньковский, назвали в честь Сергея Александровича вновь описываемые ими формы. Справедливой оценкой эрудиции и результатов научной деятельности С. А. Бутурлина явилось поэтому присуждение ему ученой степени доктора биологических наук, последовавшее 15 февраля 1936 г.

В небольшой по объему статье трудно даже в беглых чертах дать всестороннюю оценку многогранной деятельности ушедшего от нас крупнейшего ученого. Сказанное выше все-таки дает, быть может, общее представление о том, какой большой вклад в дело изучения и использования естественных богатств нашей страны и в зоологическую науку сделал С. А. Бутурлин.

Всякий, кто имел какое-нибудь личное отношение к Сергею Александровичу, всегда сохранял глубокое впечатление от его личного обаяния. И при первой встрече с ним, и при близком знакомстве основные черты характера Сергея Александровича оставались всегда неизменными. Это были замечательная простота и спокойствие в соединении с искренней отзывчивостью и любезностью. Эти свойства в соединении с тонким чувством юмора придавали особую приятность всякого рода общению с Сергеем Александровичем. Спокойствия и присутствия духа Сергей Александрович не терял ни при каких обстоятельствах. При всем том он не был флегматиком и твердо стремился к намеченным целям. Не будет ошибкой сказать, что главным его увлечением являлась научная работа. Ей он отдавал все свои силы и все свое время. За несколько дней до последней болезни, когда признаки ее уже давали себя знать, Сергей Александрович все же посетил заседание Ученого совета Зоологического музея Московского университета и принял оживленное участие в обсуждении интересовавшего его доклада о случаях параллелизма индивидуальной и географической изменчивости у птиц. И потом, когда

болезнь развивалась и когда врачи предписали Сергею Александровичу полный покой, он все время порывался работать, говоря что непривычная бездеятельность для него вреднее всякого утомления. Такая напряженная работа в течение десятилетий, быть может, ускорила приближение конца жизни С. А. Бутурлина. Но если для своей научной работы Сергей Александрович не жалел своих сил, то зато и результаты его трудов далеко выходят за пределы того, что удается обычно сделать ученому.

1. ВАЖНЕЙШИЕ РАБОТЫ С. А. БУТУРЛИНА с 1888 по 1936 г.

Число работ, включая мелкие статьи и заметки, достигает двух тысяч; здесь приведены немногие главные.

1. Дикие гуси Российской империи, 1901, 8°, 47 стр.

2. Кулики Российской империи, 8°, в. 1, 1902, 73 стр.

3. Ueber neue Formen der echten Stare, Ornithol. Jahrbuch XV, 1904, Heft 5 und 6 (русский текст в Псовой и Ружейной охоте, 906 г., кн. III).

4. Die palaearktischen Formen von Syrnium Savigny, Journal für Ornith., Juli, 1907.

5. Palaearktische Formen von Picoides, Lacep., Ornith. Monatsberichte, Jan., 1907.

6. Заметки о группах белоспинных дятлов и каменных поползней, в Известиях Кавказского музея, 1907, т. III, стр. 45—78.

7. Notes on Woodpeckers, Fam. Picidae, Ежегодник Зоологического музея Академии Наук, XII, 1908, стр. 230—254.

8. Настоящие фазаны. Наша охота, 1908, кн. VII, 3—38 стр., английский текст. The Ibis, Oct. 1908, pp. 570—592.

9. Bean-goose of Asia, Journal of the Bombay Nat. History Soc., 1907, vol. XVII, № 3, 1908, vol. XVIII, № 3; русский текст Наша охота, 1908, кн. XI.

10. Настоящие соловьи Philomela Link, Орнитологический вестник, 1910, № 2.

11. Предварительный список больших пестрых дятлов Орнитологический вестник, 1910, № 3.

12. Мохноногие сычи, род Cryptoglaux Richm., Наша охота, 1910, кн. XI.

13. Заметки о палеарктических щурах, Орнитологический вестник, 1915, № 3.

14. Заметки о кукшах и их расах, Орнитологический вестник, 1916, № 1.

15. Краткий обзор семейства поползней Sittidae, Труды Петроградского общества естествоиспытателей, 1916, в. 2, стр. 145—173.

16. Сколько видов лебедей у нас и что такое «лебедь Давида», Украинский охотник и рыболов, 1928.

17. Sur les races du Becasseau cincle ou variable et du Tet ras à bec noir. Alauda, Ser. II, № 3, 1932.

18. Лоси, 8°, 1934, 68 стр., с 7 рис.

19. Заметки о некоторых птицах Лифляндии. Дневник Зоологического Отдела и общества любителей естествознания, т. III, № 3, 1902.

20. Охотничьи птицы низовьев Колымы. Псовая и Ружейная охота, № 1 и 2, 1906.

21. Материалы для орнитофауны Симбирской губ., 8°, VI, 1906, 75 стр. (совместно с Б. М. Житковым).

22. Птицы Закавказья по сборам А. М. Кобылина; Псовая и Ружейная охота, кн. V. 1906, английский текст The Ibis, July, 1906.

23—30. Восемь статей по птицам Дальнего Востока по материалам Владивостокского, Хабаровского и Московского музеев: Наша охота, кн. XI, 1909; кн. V, VI, VII, VIII и IX, 1910; № 14, 16, 17, 20, 21, 1911; № 17, 1913, Птицеведение и птицеводство, IV, в. 2 и 3, 1911; № 17, 1913. Птицеведение и птицеводство, IV, в. 2 и 3. 1913; Орнитологической вестник № 2, 1915; № 4, 1916; № 1 и 2, 1917.

31. Материалы по птицам Енисейской губ., 8°, VI, 1911, 440 стр. (совместно с А. Я. Тугариновым); в 1925 г. издан сокращенный немецкий перевод.

32. Птицы Косогольской экспедиции Русского географического общества, Дневник Зоологического отдела и общества любителей естествознания, т. 1, № 1, 1913.

33. Систематические заметки о птицах Северного Кавказа. Сборник материалов для описания местности и племен Кавказа, в. 46, 1929, стр. 241—280.

34. Наблюдения над млекопитающими, сделанные во время Колымской экспедиции 1905 г., Дневник Зоологического отдела и общества любителей естествознания, н. сер., т. 1, № 15, 1913, стр. 225—266.

35. Птицы Тазовской экспедиции Всероссийского географического общества 1926—1927. Сборник Трудов Государственного Зоологического музея при МГУ, т. 1, 1934, стр, 61—100.

36. Синоптические таблицы охотничьих птиц Российской империи, 4°, 1901, 126 стр.

37. Определитель видов птиц СССР, их подвиды, распространение, польза и вред для хозяйства, 8°, в. 1. Дневные хищники и совы, 1928, 120 стр., 104 рис. и 1 цветная таблица окрасок.

38. Определитель промысловых птиц, 8°, 1933, 92 стр.

39. Полный определитель птиц СССР, т. 1, 1934, 254 стр., с 20 табл.; т. II, 1935, 278 стр, с 20 табл.; т. III (совместно с Г. П. Дементьевым), 1936, стр. 1—41, 130—251, с 17 табл.

40. О географическом распространении настоящих фазанов. Псовая и Ружейная охота, 8°, кн. I и II, с картой, 1905; сокращенный английский текст The Ibis, July, 1904, стр. 337—414. Дополнения и исправления: Наша охота, кн. VII, 1908, стр. 3—38 и The Ibis, Octob., стр. 570—592.

41. Bemerkungen über die geographische Verbreitung der Vögel in N. O. Sibirien, Journal für Ornith., Heft II, 1908.

42. Границы некоторых сибирских птиц. Орнитологический вестник, № 7, 1911.

43. Australian Birds in Siberia, the Emu, XI, Octob., 1911.

44. К распространению гаичек, Орнитологический вестник, № 7, 1913.

45—48. Осенний ток тетерева, Охотничья газета, № 38, 1890; Псовая и Ружейная охота, 4. № 7, 1896; Псовая и Ружейная охота, 8°, кн. VIII, 190.; Охотник 4, № 3 и 8, 1928.

49—51. Полет птиц против ветра. Псовая и Ружейная охота, 8°, кн, XI, 1898; Наша охота, кн. IV, 1909, кн. IV, 1910, № 8, 1911; Орнитологический вестник, № 3, 1912.

52—54. О линьке косача, Псовая и Ружейная охота, 4°, № 29 и 33, 1900; № 41, 1903.

55. Гнездовья розовой чайки, Псовая и Ружейная охота, 8°, кн. XI—XII, 1905; дополненный английский текст The Ibis, Jan., Apr., Octob. 1906, перевод с английского с дополнением в Bull. Soc. Zool. de Genève, 1912, т. I, fasc 17—19.

56. Почему птицы летят правильным строем, Псовая и Ружейная охота, 8, кн. 1, 1906; немецкий перевод Zoologischer Beobachter, № 11, 1907, стр, 330—338; № 12, стр. 363—370.

57. Что и как наблюдать в жизни птиц, 8, 1934, 76 стр.

58. Об охранении лосей, Псовая и Ружейная охота, 4°, № 15 и 16, 1897.

59—63. О весенней охоте. Природа и охота, кн. XII, 1898; Псовая и Ружейная охота, 4°, № 33, 1902; Охотник, 4°, № 2, 1925; № 2, 1926; № 4, 1927.

64. Охотничий законопроект. Разбор проекта правил об охоте в редакции междуведомственного совещания с предложением некоторых изменений, 8°, 1909, 185 стр.

65—75. Одиннадцать докладов по всем сторонам охотничьего хозяйства в Трудах 2-го Всероссийского съезда охотников, 8°, ч. 2, 1911, стр. 240—370.

76. Борьба с волками, Охотник, 4°, № 1, 1925.

77. Охота и ее нужды. Сборник Охота и охотник, 1925.

78. О состоянии и нуждах охотничьего хозяйства и о задачах охотничье-промысловой кооперации, 8°, 1925 (анонимно от лица правления Всекохотсоюза).

79. Наше охотничье хозяйство, Охотник, 4°, № 5, 1926.

80. Проект правил о сроках и способах охоты, Труды 2-го съезда Всероссийского союза охотников, 1923.

81. К пересмотру действующих правил, Охотник № 4, 1926 (анонимно как передовая).

82. О биологической съемке. Советская Азия, кн. 1—2, 1931.

83 Настольная книга охотника, 8°, 1925; 2-е изд., 1929; 3-е изд., 1932.

84. Развитие стрелкового дела в СССР, Стрелковый сборник, 8°, 1924.

85. Спортивная стрельба дробью и пулей, 8°, 1926, 80 стр.; 2-е изд., 1928, 112 стр.

86. Цилиндры или чоки, Охотничья газета, 4°, № 47, 1889.

87. Об убойности пуль на охотничьи дистанции, Псовая и Ружейная охота, 8°, кн. III, IV, V, VI, 1897.

88. Современное охотничье ружье и огнеприпасы, Труды Русского технического общества, август, 1897, стр. 15—98.

89. Исследование конструкции и боя современного охотничьего оружия, Псовая и Ружейная охота, 8°, кн. с I по XII, 1898.

90. Охотничье пульное оружие, 8°, 1902, 197 стр.

91. Стрельба пулей, 8°, т. 1, 1912, 471 стр., т. II, 1913, 262 стр.

92. Охотничье оружие, Техническая энциклопедия, т. VII, 1915, стр. 284—300.

93. Ружье, Техническая энциклопедия, т. VIII, 1915, стр. 503—510.

94. Охотничье пулевое ружье и стрельба из него, 1926, стр. 94, 3-е изд., 1931, 112 стр.

95. Дробовое ружье и стрельба из него, 1926, 112 стр., 7-е издание, 1915, 168 стр.

96. По северу России, 1901. 178 стр., совместно с Б. М. Житковым.

97. Предварительный отчет о поездке на о. Колгуев, Известия Русского географического общества, т. XXXIX, в. 3, с картой маршрутов.

98. Отчет по снабжению продовольствием в 1905 г. Колымского и Охотского края, 8°, 1907, 205 стр.

99. Перспективы хозяйственного устроения Севера в «Устроение северных туземных племен», 1926.

100. Что такое «Север», кто там живет и будущее мировое значение его, сборник «Советский Север», в. 1, 1929, стр. 5—65.

101. Как охотятся на севере, там же стр. 134—150.

102—103. Международная номенклатура окрасок. Семья охотников, 4°, № 16—17, 1909; Дневник XII Всероссийского съезда естествоиспытателей и врачей, № 9, 1910, стр. 397.

104. Охота с камерой, фотографирование живой природы, 8°, 1913, 246 стр., совместно с А. П. Ивашенцовым.

Список опубликованных С. А. Бутурлиным новых названий и форм

Подсемейства (в скобках—состав группы)

1. Cyanosittinae (Poecilositta и Cyanositta), 1916, Труды Петроградского общества естествоиспытателей, XLIV, в. 2-стр. 149.

2. Daphaenosittinae (Neosittinae auctorum), там же, стр. 148.

Роды или подроды

1. Melanonyx (Anser segetum Gm.), 1901, Дикие гуси Росс. имп., стр. 22—23.
2. Dewettia (Botha difficilis Shell.), 1904, The Auk v. XXI, № 1, p. 80.
3. Rupisitta (Sitta dresseri But. et Zar.) 1907, Известия Кавказского музея, III, 81, стр. 47 и 62.
4. Cyanophasis (Calophasis mikado Og. Grant), 1908, Наша охота, XII, стр. 33.
5. Fringilloides (Emberiza melanocephala Scop), 1910, Наша охота, 1, стр. 119.
6. Motacilloides (Pericrocotus cinereus Lafr.), 1910, Орнитологический вестник, кн. II, стр. 127.
7. Pseudaedon (Larvivora sibilans Swinh.), 1910, Орнитологический вестник, 11, стр. 136.
8. Microscops (Strix acadica Gm.), 1910, Наша охота, XI, стр. 10 и 13
9. Cyanositta (Dendrophila corallipes Sharpe), 1916, Труды Петроградского общества естествоиспытателей, XLIV, в. 2, стр. 149.
10. Arctositta (Sitta arctica But.), 1916, там же, стр. 151.
11. Poecilositta (Sitta azurea Lesson), 1916, там же, стр. 148.
12. Homositta (Sitta castaneoventris Frank.), 1916, там же, стр. 152.
13. Micrositta (Sitta villosa J. Verr.) 1916, там же, стр. 153.
14. Leptositta (Sitta leucopsis Gould), 1916, там же, стр. 153.
15. Mesopsitta (Sitta himalayensis Jard et Selby), 1916, там же, стр. 152.
16. Turturella (Streptopelia turtur L.), 1934, Полный опред. птиц СССР, т. 1, стр. 212—222.

Виды или подвиды (в скобках—место происхождения типа)

1. Anser rhodorhynchus (Северная Сибирь), 1901, Дикие гуси Росс. имп., стр. 19.
2. Anser carneirostris (Новая Земля), там же, 1901, стр. 28.
3. Scolopax gallinago raddei (Красноярский уезд), 1902, Кулики Росс. имп., в. 1, стр. 54.
4. Phasianus karpowi (Те-лин, южная Манчжурия), Ornithologische Monatsber. № 1.
5. Bison bonasus caucasicus (северо-западная часть Кавказского хребта), 1904. Псовая и Ружейная охота, № 11, стр. 188.
6. Perdix arenicola (окр. Тургая), Ornith. Monatsb., № 9, 1904.
7. Phasianus colchicus lorenzi (бассейн Куры). The Ibis, 1904, стр. 386.
8. Phas. principalis bogdanowi (дол. Теджена), там же, стр. 390.
9. Phas. principalis zarudnyi (среднее течение Аму), там же, стр. 390.
10. Phas. chrysomelas bianchii (Вахт, Кафирнаган), там же, стр. 393.
11. Phas. alpherakyi (дол. Сунгари), там же, стр. 399.
12. Phas. alpherakyi ussuriensis (дол. Уссури), там же, стр. 403.
13. Phas. holdereri kiangsuensis (Кяхта, Калган), там же, стр. 407.
14. Phas. holdereri gmelini (Фучао, южный Китай), там же, стр. 408.
15. Sturnus vulgaris jitkowi (Самарская губ.), Ornith. Jahrbuch, Heft 5—6, 1904, стр. 206.
16. St. poltorazkyi satunini (восточное Закавказье), там же, стр. 207.
17. St. zaidamensis (Пайдам), там же, стр. 208.
18. St. drungaricus (Чжунгария), там же, стр. 208.
19. St. purpurascens dresseri (Аксу, Карнак, Каратау), там же, стр. 208.
20. St. purpurascens johanseni (Ашхабад, Бухара, Кендерлык), там же, стр. 209.
21. St. tauricus (Крым), Ornith. Jahrbuch. 5—69, 1904, стр. 209.
22. St. tauricus harterti (Мерв, Фергана), там же, стр. 210.
23. St. porphyronotus loudoni (Кульджа, Джаркент, Фергана), там же, стр. 211.
24. Phasianus schensinensis (Улясутай и северо-восточный изгиб Желтой реки 1905. Географическое распространение настоящих фазанов, стр. 50.
25. Perdix perdix canescens (Ахалцых), The ibis, 1906, стр. 411.
26. Dendrocopus major tenuirostris (Кутаис), там же, стр. 412.
27. Enneoctonus collurio kobylini, там же, стр. 416.
28. Sitta syriaca parva (Ахалцых), там же, стр. 417.
29. Passer montanus transcaucasicus, там же, стр. 423.
30. Carduelis carduelis volgensis (Белый ключ Симбирской губ.), там же, стр. 424.
31. Garrulus nigrifrons (бассейн р. Чороха), там же, стр. 426.
32. Bubo bubo ruthenus (Белый ключ Симбирской губ.). Записки Русского географического общества (с Б. М. Житковым), XI, № 2, 1906, стр. 272.
33. Sitta dresseri (юго-западная Персия), Ornith. Monatsb., 1906 (с Н. Л. Зарудным).
34. Certhia familiaris caucasica (с. Суфлис, зап. Закавказье), Ornith. Monatsb., № 1, январь, 1907, стр. 8.
35. Loxia curvirostra caucasica (северо-западный склон Главного хребта), там же, стр. 8.
36. Erithacus rubecula caucasicus (западное Закавказье), стр. 8.
37. Picoides tridactylus tianschanicus (центр. Тян-Шан), стр. 8.
38. Picoides tridactylus dzungaricus (северо-западная Монголия), стр. 9.
39. Picoides tridactylus altaicus (Алтай), стр. 9.
40. Picoides tridactylus uralensis (верхнее течение р. Урала), стр. 9.
41. Picoides tridactylus sakhalinensis (Сахалин), стр. 9.
42. Sitta arctica (Верхоянск), Псовая и Ружейная охота, № 6, 1937, стр. 87.
43. Cyanecula suecica robusta (Походское в дельте Колымы), стр. 87.
44. Nyctala magna (низовье Колымы), стр. 8.
45. Nyctala caucasica (окр. Коловодска), стр. 87.

46. Syrnium sakhalinense (Сахалин), стр. 88.
47. Syrnium uralenso nikolskii (Сахалин), там же. № 7, 1907, стр. 98.
48. Astur caesius (среднее течение Колымы), там же, стр. 99.
49. Falo peregrinus riphaeus (с. Филипповка Бугурусланского уезда), там же, стр. 88.
50. Falo peregrinus harterti (дельта Колымы), там же, стр. 100.
51. Falo peregrinus ussuriensis (Сидеми), там же, стр. 100.
52. Dendrocopus sinicus (Пекин), Известия Кавказского музея, III, в. 1, 1907, стр. 46.
53. Dendrocopus leuconotus ussuriensis (Сидеми), там же, стр. 47.
54. Dendrocopus leuconotus voznesenskii (Камчатка), там же, стр. 47.
55. Dendrocopus leuconotus carpathicus (Буковина), там же, стр. 47.
56. Sitta zarudny (Малая Азия), там же, стр. 56.
57. Lanius (Enneoctonus) collurio loudoni (Семиречье), там же, стр. 76.
58. Periparus ater amurensis (Уссури), Ornith. Monatsb., № 5, 1907, стр. 80.
59. Francolinus orientalis caucasicus (юго-восточное Закавказье), там же, стр. 81.
60. Francolinus orientalis zarudnyi (низовья Атрека), там же, стр. 81.
61. Francolinus orientalis europaeus (Греция), там же, стр. 81.
62. Tetrao urogallus volgensis (с. Лава Симбирской губ.), там же, стр. 81.
63. Surnia ulula pallasi (бассейн Колымы), там же, № 6, 1907, стр. 100.
64. Budytes citreola werae (с. Белый Ключ, Симбирской губ.), там же, № 12, 1907, стр. 197.
65. Columba rupestris turkestanica (Семиречье), там же, № 3, 1908, стр. 45.
66. Perdix daurica occidentalis (Туркестан), там же, стр. 46.
67. Circus cyaneus taissiae (низовье Колымы), Jour. für Ornith., 1908, стр. 283.
68. Falco subbuteo saturatus (Абый, Эльгетского улуса), там же, стр. 283.
69. Picus martius jakutorum (среднее течение Колымы), Jour. f. Ornith., 1908, стр. 284.
70. Poecile lenensis kolymensis (среднее течение Колымы), там же, стр. 284.
71. Bubo bubo jakutensis (Якутская обл., Олекминск), там же, стр. 287.
72. Nyctala tengmalmi jakutorum (окр. Якутска), там же, стр. 287.
73. Dendrocopus albipennis (южная часть Закаспийского края), Семья охотников, № 5, 1908, стр. 108.
74. Milvus ferghanensis (южная часть Ферганы), Наша охота, V, стр. 69.
75. Phasianus tshardjuensis (Чарджуй), Наша охота, VII, 1908, стр. 10.
76. Phasianus strauchi sohokhotensis (южный Алашен), Наша Охота, стр. 18.
77. Milvus korschun rufiventris (Закаспийский край), Наша охота, IX, 1908, стр. 6.
78. Coccothraustes nigricans (центральное Закавказье), там же, стр. 7.
79. Aedon familiaris deserticola (Артык, Закасп.), там же, стр. 8.
80. Botaurus stellaris orientalis (низ Олекны), там же, стр. 9.
81. Certhia talyshensis (Талыш), там же, стр. 6.
82. Troglodytes talyshensis (Талыш), там же, стр. 6.
83. Perdix perdix furvescens (Талыш), там же, стр. 6.
84. Cyanistes georgicus (Ахалцык), Наша охота, X, 1908, стр. 29.
85. Cyanistes colchicus (Кутаис), там же, стр. 20.
86. Lanius zarudnyi (Усть-Каменогорского уезда), там же, стр. 33.
87. Columba nigricans (Вей-Шан, Манчжурия), L'Ann. Mus.-Zool. Ac. Sci., XIII, 1908, стр. 324.
88. Columba oenas yarkandensis (Вост. Туркестан), там же, стр. 325.
89. Picus khamensis (Гань-Су, Дзе-Чу), там же, стр. 329.
90. Dendrodromas leuconotus clarki (Аян), там же, стр. 236.
91. Dendrodromas insularis fohkiensis (юго-восточный Китай), там же, стр. 235.
92. Xylocopus minor mongolicus (Северо-западная Монголия), там же, стр. 242.
93. Xylocopus minor amurensis (среднее течение Амура), там же, стр. 243.
94. Xylocopus minor minutillus (Сидеми), там же, стр. 246.
95. Xylocopus minor colchicus (Кавказский главный хребет), там же, стр. 249.
96. Melanonyx segetum anadyrensis (устье Анадыря), Наша охота, XI, 1908, стр. 26.
97. Aedon familiaris transcaspica (Артык), Наша охота, № 11, 1909, стр. 58.
98. Lanius collurio velizhanini (Зайсанская котловина), там же, стр. 64.
99. Sturnus balcanicus (низовья Дуная), Ornith. Monats. (с М. М. Гермсом), № 4, апрель, 1909, стр. 56.
100. Garrulus brandti ussuriensis (Ханка), Наша охота, XI, 1909, стр. 87.
101. Miliaria calandra caucasica (Кутаис), там же, стр. 90.
102. Haematopus ostralegus longipes (р. Алей в Кулунде). Орнитологический вестник, 1, 1910, стр. 36.
103. Anothura fumigata ussuriensis (Ханка) Орнитологический вестник, II, 1910, стр. 118.
104. Scops semitorques ussuriensis (Ханка), там же, стр. 119.
105. Philomela transcaucasica (Геок. Тапа Елизаветинская губ.), там же, стр. 133.
106. Sterna tschegrava leptorhyncha (Ханка), Наша охота, V, 1910, стр. 54.
107. Hypotriorchis subbuteo jakutensis (Абый), там же, VI, 1910, стр. 71.
108. Dendrocopus japonicus tscherskii (Ханка), там же, VII, 1910, стр. 53.
109. Cryptoglaux tengmalmi sibiricus (Ханка), там же, XI, 1910, стр. 10.
110. Cryptoglaux tengmalmi transvolgensis (Казанская губ.), там же, стр. 17.
111. Garrulus brandti nanshanicus (р. Татунг), там же, IX, 1910, стр. 54.
112. Ninox scutulata ussuriensis (Ханка), Орнитологический вестник, № 3, стр. 887.

113. Laiscopus collaris kwenlunensis (Кэрийский хр.), там же, стр. 188.
114. Coracias garrulus caucasicus (Геок Тапа в Елизаветпольской губ.), там же, стр. 189.
115. Dendrocopus syriacus transcaucasicus (восточная часть Елизаветпольской губ.), там же, стр. 189.
116. Dendrocoptes medius colchicus (Варпикский лес, Кутаисской губ.), там же, стр. 196.
117. Dendrocopus sardus (Сассари в Сардинии), там же, стр. 200.
118. Dendrocopus major tianschanicus (Джаркент), там же, стр. 200.
119. Dendrocopus major sibiricus (Олекминск), там же, стр. 201.
120. Dendrocopus major kirghizorum (верховья Иртыша), там же, стр. 202.
121. Scops scops sibirica (устье Усы), Орнитологический вестник, № 4, 1910, стр. 260.
122. Emberiza schoeniclus parvirostris (Олекминск), там же, стр. 262.
123. Pericrocotus speciosus fohkiensis (Ашонг в юго-восточном Китае), там же, стр. 263.
124. Bubo bubo yenisseensis (с. Погорельская Красноярского уезда). Орнитологический вестник, № 1, 1911, стр. 26.
125. Larus ridibundus sibiricus (среднее течение Колымы), там же, стр. 66.
126. Sitta formosana (Нанто в центр. Формозе), Наша охота, № 8, 1911, стр. 51.
127. Lanius erythronotus jaxartensis (Сыр-Дарья), Орнитологический вестник, № 2, 1911, стр. 144.
128. Larus affinis taimyrensis (р. Глубокая, Енисейск. зал.), там же, стр. 149.
129. Hypotriorchis subbuteo centralasiae (центральный Тян-шан), там же, стр. 175.
130. Cyanistes cyanus yenisseensis (Красноярск), Мат. по птицам Енис. губ., 1911, стр. 50.
131. Coccothraustes coccothraustes verticalis (Красноярск), там же, стр. 88.
132. Perisoreus infaustus caudatus (Косогол), там же, стр. 127.
133. Dryobates medius transcaucasicus (Кутаисский уезд), Ornith. Monatsb., № 4, 1912, стр. 64.
134. Parus cinereus ferghanensis (Гульча), Наша охота, № 6, 1912, стр. 69.
135. Scops scops ferghanensis (Гульча), Наша охота, № 14, 1912, стр. 45.
136. Scops scops irtyschensis (Тара), там же, стр. 46.
137. Cecropis rufula ferghanensis (Гульча), Орнитологический вестник, № 3, 1912, стр. 242.
138. Corvus macrorhynchus mandshuricus (р. Самарга), Орнитологический вестник, № 1, 1913, стр. 40.
139. Columba rupestris intereedens (Лена, верхнее течение), Дневн. Зоол. О. О. Л. Е. А. и Э., нов. сер., № 1, 1913, стр. 10.
140. Perisoreus infaustus maritimus (Самарга), Орнитологический вестник, № 2, 1915, стр. 104.
141. Corvus corax pamirensis (Памир), там же, стр. 112.
142. Erythropus vespertinus transriphaeus (Тара), там же, стр. 126.
143. Uragus sibiricus ussuriensis (Ханка), там же, стр. 128.
144. Pinicola enucleator sakhalinensis (северо-восточная часть Сахалина), там же, стр. 129.
145. Nucifraga caryocatactes altaicus (ст. Алтайская), тамже, стр. 131.
146. Strix uralensis yenisseensis (Красноярск), там же, стр. 133.
147. Pinicola enucleator altaicus (Маркакуль), там же, стр. 139.
148. Bombycilla garrulus ussuriensis (Ханка), Орнитологический вестник, №. 3, 1915, стр. 223.
149. Pinicola enucleator urupensis (о. Уруп) там же, стр. 239.
150. Sitta caesia taivana (центр. Формоза), Орнитологический вестник, № 4, 1915, стр. 311.
151. Sitta caesia kiukiangensis (Китай), там же, стр. 312.
152. Columba oenas tianshanica (Нарын), Наша охота, № 24, 1915, стр. 9.
153. Columba livia ferghanensis (Гульча), там же, стр. 9.
154. Perisoreus infaustus yakutensis (среднее течение Колымы), Орнитологический вестник, № 1, 1916, стр. 39.
155. Perisoreus infaustus sakhalinensis (Сахалин), там же, стр. 40.
156. Perisoreus infaustus ruthenus (Московская губ.), там же, стр. 40.
157. Rupisitta tephronota iranica (С. в. вост. Персия), Труды Петроградского общества естествоиспытателей, в. 2, 1916, стр. 165.
158. Sitta europaea sakhalinensis (Сахалин), там же, стр. 158.
159. Sitta europeae hondoensis (Ниппон), там же, стр. 160.
160. Tetrastes bonasia kolymensis (среднее течение Колымы), Орнитологический вестник, № 4, 1916, стр. 226.
161. Tetrastes bonasia amurensis (низовья Амура), там же, стр. 226.
162. Tetrastes bonasia ussuriensis (южный Уссурийский край), там же, стр. 227.
163. Tetrastes bonasia volgensis (Белый Ключ Симбирской губ.), там же, стр. 227.
164. Tetrastes bonasia sibiricus (среднее течение Енисея), там же, стр. 224.
165. Picoides tridactylus kolymensis (среднее течение Колымы), Орнитологический вестник, № 1, 1917, стр. 5.
166. Riparia kolymensis (дельта Колымы), Орнитологический вестник, № 2, 1917, стр. 82.
167. Tetrao urogallus kureikensis (Курейка), Uragus. № 2, 1927, стр. 1.
168. Milvus korschun tianshanicus (Нарынское), Определитель видов птиц и т. д., 1928, в. 1, стр. 72.
169. Bubo bubo tauricus (Кара-Актачи), там же, стр. 114.
170. Bubo bubo tarimensis (Лоб-Нор), там же, стр. 114.
171. Alectoris kakelik daghestanica (Карабудахкент), Сист. заметки о птицах Сев. Кавк., 1929, стр. 12.

172. Milvus milvus caucasicus (Сочи), там же, стр. 13.
173. Dryobates lilfordi ponticus (Хоста), там же, стр. 14.
174. Turdus philomelus nataliae (Красноярск), там же, стр. 15.
175. Saxicola torquata amaliae (Владикавказ), там же, стр. 16.
176. Cyanosylvia suecica caucasica (ст. Котляревская), там же, стр. 21.
177. Erithacus rubeculus ciscaucasicus (Владикавказ), там же, стр. 22.
178. Locustella naevia obscurior (Михайловская), там же, стр. 22.
179. Cyanistes caeruleus ciscaucasicus (Владикавказ), там же, стр. 23.
180. Penthestes palustris kabardensis (Владикавказ), там же, стр. 24.
181. Certhia familiaris ciscaucasica (Владикавказ), там же, стр. 6.
182. Emberiza schoeniclus terekia (Владикавказ), там же, стр. 29.
183. Emberiza schoeniclus zaissanensis (Кара-Иртыш), там же, стр. 33.
184. Chloris chloris caucasica (Владикавказ), там же, стр. 38.
185. Coccothraustes coccothraustes boehmei (Владикавказ), там же, стр. 39.
186. Passer montanus ciscaucasicus (Владикавказ), там же, стр. 40.
187. Passer hispaniolensis terekius (М. Арешевка, Кизляр), там же, стр. 41.
188. Erolia alpina centralis (Нижняя Лена), L'Alauda, serie II, 1932, № 3, стр. 265.
189. Tetrao urogalloides turensis (низовья Тунгузки), там же, стр. 269.
190. Tetrao urogalloides kolymensis (среднее течение Колымы), там же, стр. 269.
191. Alectoris kakelik armenica (Армения), Определитель промысловых птиц СССР, 1933, стр. 36.
192. Anser (Melanonyx) serrirostris rossicus (Колгуев), там же, стр. 60.
193. Larus taimyrensis armenicus (Гокча), The Ibis, 1934, стр. 171.
194. Charadrius hiaticula kolymensis (дельта Колымы), Полный определитель птиц СССР, т. 1, 1934, стр. 20, 52.
195. Streptopelia decaocto koreensis (Амур у ст. Мариинской), там же, стр. 213, 226.
196. Streptopelia orientalis baicalensis (nom. emend. pro rupicola Pall nec Lath.), там же, стр. 212.
197. Tringa totanus ussuriensis (Чайво, Сахалин), там же, стр. 34, 88.
198. Emberiza schoeniclus tazensis (низовья Таза). Сборник Трудов Государственного зоологического музея, 1, 1934, стр. 91.
199. Lagopus lagopus septentrionalis (низовья Таза), Полный определитель птиц СССР, т. II, 1935, стр. 171.
200. Tetrastes bonasia gilakorum (низ. Амура), там же, стр. 158.
201. Rallus aquaticus zaidamensis (Гас в Пайдаме), там же, стр. 237.
202. Leuconotopicus minor serbicus (Белих в Черногории), Полный определитель птиц СССР, т. III, 1936, стр. 148, 205.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 6

ДЕЙСТВИЕ ВОД ЧЕРНОГО И КАСПИЙСКОГО МОРЕЙ ПОНИЖЕННОЙ И ПОВЫШЕННОЙ СОЛЕНОСТИ НА НЕКОТОРЫХ ЧЕРНОМОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ (К ВОПРОСУ ОБ АККЛИМАТИЗАЦИИ ЧЕРНОМОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В КАСПИЙСКОМ МОРЕ)

ЧАСТЬ II (ИЗМЕНЕНИЕ ВНУТРЕННЕЙ СОЛЕНОСТИ)

Проф. Л. А. Зенкевич

(Из кафедры зоологии беспозвоночных МГУ и лаборатории бентоса ВНИРО)

ВВЕДЕНИЕ

Настоящая часть нашей работы, так же как и предыдущая[1], имеет основную установку в экологическом изучении массовых форм беспозвоночных черноморско-азовской фауны. В первую очередь такое изучение должно иметь в виду солоноватоводные условия существования, что является наиболее характерной чертой экологии и физиологии черноморско-азовской фауны. Практическая задача, стоявшая перед нами, заключается в выборе той группы форм, которые с большей или меньшей долей вероятия могли бы существовать в каспийской воде.

Поскольку процесс проникновения морской фауны в солоноватую и пресную воду связан в первую очередь с явлениями проницаемости покровов тела и осморегуляторными способностями, изучение этих явлений может дать наилучшие показатели пригодности тех или иных солевых условий для существования морских животных. В этом направлении основной задачей для нас являлось установление общего типичного соотношения внешней и внутренней солености для черноморско-азовской фауны и распределение в пределах этого основного типа наибольшего числа форм в характерные группы.

Мы не ставим перед собой задачи выяснения сущности и локализации осморегуляторных процессов и характера проницаемости покровов тела. В настоящем случае для нас достаточно констатировать для животных ту или иную степень проницаемости покровов, способности к удалению абсорбированной воды и степень осморегуляции, и существующая в этих вопросах неясность не влияет на наши выводы.

Общераспространенным является мнение, что пресноводная фауна в большей своей части возникла от морской и проникновение морской фауны в пресную воду шло через солоноватоводные зоны, являвшиеся как бы промежуточными и за немногими исключениями обязательными этапами от моря к пресной воде. Некоторые исследователи даже усматривают в солевой концентрации и солевом составе полостной жидкости и крови пресноводных и наземных животных указания на существование их предков в морской воде

[1] Л. А. Зенкевич, Действие вод Черного и Каспийского морей пониженной и повышенной солености на некоторых черноморских беспозвоночных, ч. I (Переживание и изменение веса). Зоологический журнал, № 5, 1938.

в условиях изотонии (Bunge, Quinton и особенно Macallum). С этой точки зрения особый интерес представляет изучение соотношений между внутренней и внешней соленостью животных, населяющих солоноватоводные бассейны, что может пролить свет и на все явление в целом. Наши советские моря, столь обильные солоноватыми зонами и солоноватоводной фауной, дают исключительно ценный и пока почти совершенно не затронутый у нас материал для экологических и физиологических исследований.

В самом конце прошлого и начале настоящего столетия стал накапливаться материал по соотношению внешней и внутренней солевой концентрации у морских беспозвоночных, собранный главным образом в работах Bottazzi и Fredericq (1901—1911). В результате этих довольно многочисленных наблюдений и возник известный «закон пойкилосмотичности морских беспозвоночных» Bottazzi, который в дальнейшем был выражен Hoeber в его Physicalischen Chemie der Zelle und der Gewebe (1926) следующим образом: низшие морские беспозвоночные в смысле осмотических процессов представляют собой мяч в руках окружающих условий. В новой среде концентрация соков тела беспозвоночных устанавливается на том же уровне, что и для внешней среды. Эта мысль может быть иллюстрирована фредериковской таблицей для Maja verrucosa.

Характер среды	Точка замерзания воды	Точка замерзания полостной жидкости
Нормальная морская вода	—2,3°	—2,3°
Концентрированная морская вода	—2,96°	—2,94°
Разведенная морская вода	—1,38°	—1,40°

В противоположность «гомойосмотическим» костным рыбам и пресноводным беспозвоночным морские животные являются «пойкилосмотическими», т. е. не обладающими никакими осморегуляторными способностями — внешняя и внутренняя среда у них изотоничны.

По данным Bottazzi, для беспозвоночных Неаполитанского залива точка замерзания полостной жидкости колеблется в пределах — 2,196—2,360° при точке замерзания морской воды — 2,3°. Шлипер выражает это правило следующим образом:

Морские беспозвоночные	J = A
» Elasmobranchia	J = A
» Teleostei	J = A
Пресноводные животные	J = A

J — молярная концентрация соков тела.
A — концентрация внешней среды.

Итак, все пресноводные беспозвоночные обладают осморегуляторным аппаратом, поддерживающим концентрацию их полостной жидкости и крови на определенном уровне гипертоничности по отношению к внешней среде. Эта степень гипертоничности невелика (их $\Delta^\circ = 0{,}20-0{,}80^\circ$), однако она совершенно необходима, так как пресная вода, вследствие малого количества электролитов, непригодна в качестве полостной жидкости и животные, не способные поддерживать в пресной воде определенное осмотическое давление

полостной жидкости, не могут в ней жить. Кроме того, Bottazzi высказал предположение, что всем высокоорганизованным животным (позвоночным) свойственна гомойосмотичность.

Впрочем, самому же Fredericq (1904) удалось обнаружить и первое исключение из ботацциевского правила. Оказалось, что краб Carcinus maenas после содержания в течение трех дней в разбавленной морской воде обнаруживает гипертонию крови. При этом сам Fredericq не придал этому факту достаточного внимания и не разработал его. В таком положении находился этот вопрос до 1929 г., когда им в широком масштабе занялся Schlieper, весьма интересные работы которого пробудили интерес среди исследователей и вызвали большой ряд последующих работ. Результаты своих первых исследований Schlieper выразил следующим образом (1929): «Существующий взгляд, что морские беспозвоночные, в резкой противоположности к гомойосмотическим пресноводным, все пойкилосмотичны, неверен. Он, возможно, правилен применительно к большому числу стеногалинных морских беспозвоночных. Наоборот, различные эвригалинные морские беспозвоночные в разбавленной морской воде более или менее гомойосмотичны. Нечто подобное должно иметь место у всех морских беспозвоночных, встречающихся в солоноватой или пресной воде». Этих морских беспозвоночных, у которых не в полной мере выражены осморегуляторные способности, но в большей или меньшей степени, Шлипер предлагает именовать факультативно гомойосмотичными. В качестве таковых Шлипер называет Carcinus maenas, Cancer pagurus, Eriocheir sinensis и Nereis diversicolor. Другие исследователи добавили к этим формам еще ряд форм — Portunus puber, Helaecium cordiformis, Sesarma erythrodactyla, Sesarma sp., Onchidium chamaeleon (Dakin и Edmonds) и Gunda ulvae (Weil и Pantin).

Как известно, фауна солоноватоводных зон составляется обычно из трех основных групп: 1) морских животных, проникающих в сильно опресненные участки моря, 2) пресноводных животных, выходящих из пресных вод в осолоненные зоны, 3) настоящих солоноватоводных животных, не живущих ни в море, ни в пресной воде. Среди первой группы организмов имеются, помимо упомянутых выше Carcinus, Eriocheir и др., и такие, которые не обладают ни в какой мере осморегуляторными способностями и не могут поддерживать гипертонию полостной жидкости. Как указывает Шлипер, у Asterias rubens, проникающей в Балтийское море, при понижении солености воды концентрация солей внутри тела устанавливается на нижней границе, ниже которой наступают резкие изменения в организме. С дальнейшим понижением наступает гибель. У Carcinus maenas понижение внутренней солености идет медленнее, чем внешней. Nereis diversicolor во вчетверо разведенной морской воде отлично себя чувствует, а Nereis pelagica гибнет через 48 часов, так как у N. diversicolor внутренняя среда сохраняет значительную гипертонию, а N. pelagica к этому неспособна. По мнению Шлипера, степень эвригалинности определяется действенностью осморегуляторного аппарата и высотой минимальной возможной степени концентрации полостной жидкости, допустимой для организма, неодинаковой у разных видов. И Asterias rubens и Carcinus maenas живут при солености 15‰, но Asterias потому, что это еще выше минимальной для нее солености внутренней жидкости, а Nereis потому, что его осморегуляторный механизм держит молярную концентрацию внутренней среды на нужном уровне над концентрацией окружающей среды.

Как указывает дальше Шлипер, все пресноводные животные гипертоничны и обладают осморегуляторным аппаратом, при этом если переносить их в изотоничную соленую воду, концентрация

внутренней среды несколько повысится, при дальнейшем повышении солености внешней среды животное делается изотоничным.

Скорость изменения внутренней солености при изменении внешней у разных животных разная. Так, при переносе в сильно разведенную морскую воду у эвригалинных форм понижение внутренней солености идет гораздо медленнее, чем у стеногалинных. У Maja verrucosa — через несколько часов, у Carcinus maenas через 12—24 часа, а у Eriocheir sinensis, наиболее гомойосмотичного из всех известных морских беспозвоночных,— через 1—2 недели. Такие различия Шлипер объясняет пропускной способностью поверхности тела. Чем

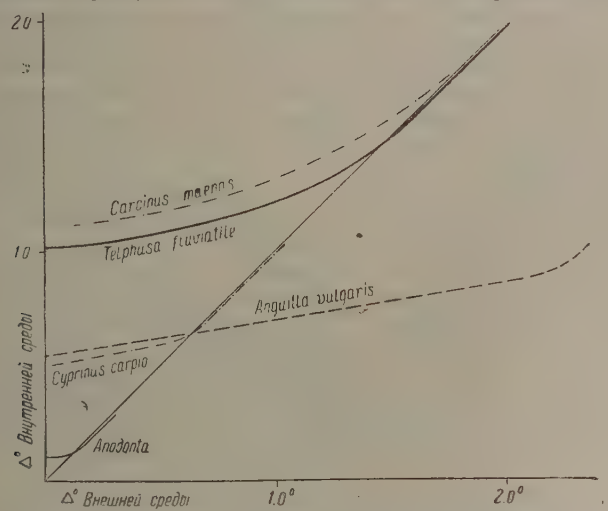


Рис. 1. Соотношение молярной концентрации крови и внешней среды у некоторых морских и пресноводных животных (по Шлиперу и Дювалю)

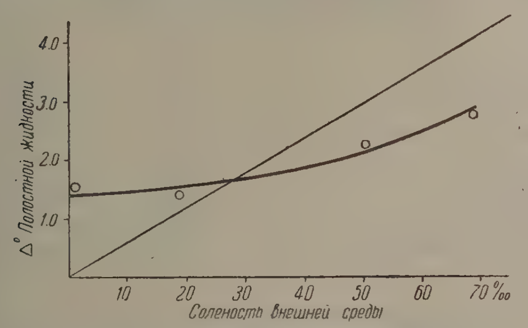


Рис. 2. Соотношение внутренней и внешней солености у Helaecium cordiformis (по Дэкину и Эдмондсу)

больше проницаемость покровов тела, тем быстрее наступает выравнивание различий в солености наружной и внутренней. Иллюстрацией к этому может служить прекрасная схема Шлипера, приведенная нами в первой части работы (рис. 5), показывающая соотношение между степенью набухания и степенью гипертоничности, а также приводимые здесь графики (рис. 1 и 2).

На рис. 1 показано соотношение между внутренней и внешней соленостью у различных животных. Крабы Carcinus maenas (морской) и Telphusa fluviatilis (пресноводный), обладающие хорошими осмо-

регуляторными способностями, с повышением концентрации внешней среды выше 20—25°/₀₀ переходят в состояние изотонии. У карпа, типичного представителя пресноводных рыб, с повышением внешней солености изотония наступает гораздо быстрее — уже при солености 5—6°/₀₀, тогда как речной угорь, мечущий икру, как известно, в море, почти не изменяет внутренней солености на всех градациях внешней солености. Только за пределами ее, выше 35°/₀₀, внутренняя соленость речного угря обнаруживает склонность к резкому повышению. Наконец, пресноводная беззубка, имеющая в пресной воде определенную степень гипертоничности, показывает очень быстрый переход к изотоничности при повышении солевой концентрации внешней среды.

Морская рыба Conger vulgaris хорошо и длительно существует, как показал Margaria (1931), в пониженных соленостях морской воды, вплоть до разведения ее в 10 раз; при переходе через эту концентрацию наблюдается быстрое и резкое падение внутренней солености, и животное гибнет.

По данным Dakin и Edmonds (1931), у краба Helaecium cordiformis при понижении солености воды хорошо сохраняется внутренняя соленость и ее Δ° не падает ниже 1,3°. С повышением солености внешней среды возрастает и внутренняя соленость, но в меньшей степени; таким образом, краб делается резко гипотоничным. Таким образом, Helaecium cordiformis при повышении внешней солености не становится изотоничным к окружающей среде. Среди всех известных случаев мангрововый краб дает пока единственный пример столь резкой гипотонии и сохранения своей солености при повышении концентрации внешней среды. При солености среды 68°/₀₀ степень анизотонии выражается в 1,5° по точке замерзания.

Длительность опыта	Δ° среды	Δ° полостной жидкости
0	1,98	1,89
30 часов	0,1	1,3
8 недель	0,72	1,38
2 часа	0,0	1,9
6 часов	0,0	1,83
8 »	0,0	1,7
24 часа	0,0	1,56
38 часов	3,14	2,18
42 часа	3,14	2,29
36 часов	3,29(50°/₀₀)	2,26
14 дней	3,28	2,56
18 »	3,28	2,92
21 час	4,20(68°/₀₀)	2,70

Schwabe (1933) считает, что гипотония у морских раков обычное явление. Для Carcinus maenas он принимает ее равной 0,05°, для Eriphia — 0,03°, для Pachygrapsus marmoratus — 0,20°, так же как и для американского P. crassipes. Вполне изотоничными крабами Schwabe считает Portunus corrugatus, Herbstia condyliata, Dromia vulgaris и Maja verrucosa. При пересносе в повышенную соленость эти крабы через некоторое время приобретают свойственную им особенность тоничности.

Рис. 3 показывает разницу в скорости изменения внутренней солености при изменении внешней между факультативно гомойосмотичным Carcinus maenas и пойкилосмотичной Maja verrucosa. Очень ценное добавление к этому сделал Pantin (1931), показавший, что

чрезвычайно эвригалинная морская турбеллярия Gunda ulvae легко переносит помещение в пресную воду и долго в ней живет, сохраняя гипертоничность полостной жидкости и оказываясь, таким образом, гомойосмотичной. Если же турбеллярию перенести в дестиллированную воду, она гибнет, так как оказывается пойкилосмотичной. Анализ показал, что содержащийся в речной воде кальций давал возможность гунде переживать в ней, как думает Бидль, понижая проницаемость покровов тела.

До работы Bethe (1928) считалось, что покровы тела морских беспозвоночных обладают способностями полупроницаемых пограничных мембран, допускающих проникновение внутрь тела воды, но не солей. Работы Bethe (1928), Dakin и Edmonds (1931), Koizumi (1932), Beadle (1937), Robertson (1937) и др. с несомненностью доказали, что покровы морских беспозвоночных проницаемы не только для воды, но и для солей или ионов, входящих в состав морской воды. Bethe нашел, что если в воде менять содержание кальция, магния, калия, хлоридов и т. д., то соответственно изменяется у Carcinus maenas и содержание их в полостной жидкости. Как ука-

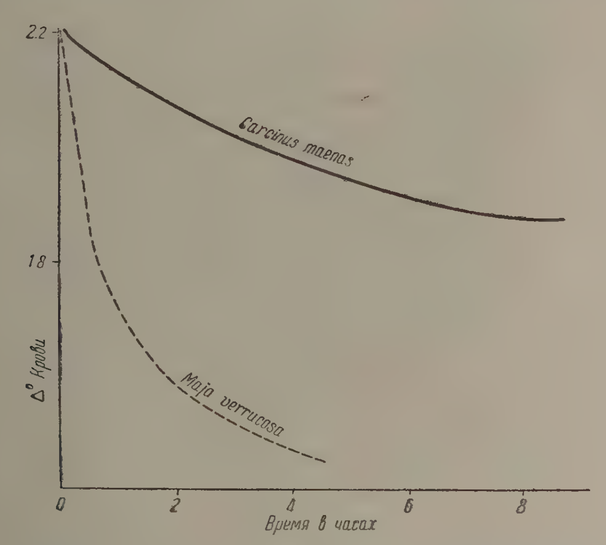


Рис. 3. Понижение концентрации крови у двух крабов при переносе из морской воды (△° = — 2,20) в солоноватую воду (△° = — 1,10): I — Maja verrucosa, II—Carcinus maenas (по Шлиперу)

зывает Шлипер (1935), чем более легко проницаемы оболочки, тем меньше их осморегулятивная способность. Покровы тела стеногалинных морских беспозвоночных легко проницаемы в обе стороны и для воды и для солей, и этим объясняется наблюдающееся обычно сходство у них солевого состава полостных жидкостей с таковым морской воды. Только вода проникает сквозь покровы быстрее, чем соли. Кроме того, по данным Bogucki (1934), речной рак (Astacus fluviatilis) может регулировать не только общую солевую концентрацию гемолимфы, но также и минеральный состав ее, сильно разнящийся по соотношению ионов с внешней средой.

Если речного рака выдерживать длительно в наполовину разведенной морской воде (что он свободно выдерживает месяцами), то концентрация солей гемолимфы увеличивается почти вдвое, но при этом сохраняется относительное значение отдельных ионов.

Однако механизм химической регуляции состава гемолимфы речного рака остается невыясненным.

	Количество солей в гемолимфе речного рака, соответствующих 100		В речной воде
	рак из пресной воды	рак из морской воды 50%	
Cl	100	100	100
Ca	7,7	4,5	335
Mg	1,0	1,0	34
Na	56,2	53,2	84
K	2,0	2,2	16,6

Для позвоночных животных, в том числе и для рыб, давно известно, что их моча гипотонична по отношению к крови и, таким образом, почки имеют осморегуляторные функции.

Marchall и Rogenhofen, а затем Schwabe показали, что у более примитивных Malacostraca (Amphipoda, Isopoda) нефридиальные каналы у морских видов значительно короче, чем у пресноводных, и это давало основание считать, что у низших Malacostraca антеннальные железы дают гипотонический по отношению к полостной жидкости продукт и, стало быть, выполняют осморегуляторные функции. Однако у высших Malacostraca — десятиногих раков — дело меняется. У Carcinus maenas, Eriocheir sinensis и Telphusa fluviatilis выделения антеннальных желез имеют ту же концентрацию, что и полостная жидкость, т. е. железы не обладают осморегуляторными функциями. Наоборот, у Potamobius astacus моча сильно гипертонична по отношению к полостной жидкости и при этом количество мочи у речного рака в 20 раз больше, чем у Telphusa fluviatilis. У омара совсем отсутствует фильтрационный отдел выделительных желез, у речного рака он очень велик, зато у омара очень сильно развит секреторный отдел. У Gammarus pulex антеннальные железы почти вдвое длиннее, чем у G. locusta. Однако этому положению противоречат некоторые другие животные. Морские коловратки не утеряли, подобно инфузориям, выделительной системы. Telphusa fluviatilis и Mysis relicta не приобрели «пресноводного» типа антеннальных желез (Fogt, 1933).

	△° (депрессия точки замерзания)		
	внешней среды	мочи	крови
Беспозвоночные			
Carcinus maenas	1,85	1,90	1,90
» »	1,00	1,50	1,50
Eriocheir sinensis	2,20	2,14	2,10
» »	0,02	1,23	1,20
Homarus vulgaris	1,85	1,89	1,89
Potamobius fluviatilis	0,02	0,09	0,80
Позвоночные			
Морские Elasmobranchia	1,85	1,92	1,93
Пресноводные »	0,02	0,10	1.00
» Teleostei	0,02	0,10	0,70
Морские »	1,85	0,70	0,80
Амфибии	0,02	0,17	0,44

Шлипер пытается дать ответ на вопрос, почему же гомойосмотичные в пресной воде беспозвоночные не могут жить в морской воде, и допускает, что при переносе в морскую воду деятельность выделительных органов приостанавливается, что вызывает накопление в теле продуктов распада и отравление ими организма. Это пока единственная попытка дать объяснение тому, что пресноводные организмы не могут вселяться в морские зоны.

Шлипер также отметил, что часто очень близкие виды имеют совсем различные осморегуляторные способности.

Как показал Beadle (1931, 1934), осморегуляторными функциями, вероятно, обладает иногда и кишечник. У Gunda ulvae, впитавшей в себя при перенесении в опресненную воду много воды, освобождение от нее идет через кишечник, в стенке которого интрацеллюлярно образуется множество вакуоль.

Bethe (1934) и Beadle (1937) допускают возможность выхода солей у Nereis diversicolor в разведенной воде через стенку тела наружу.

Совершенно пока неизвестно, каков осморегуляторный механизм у низших многоклеточных — кишечнополостных и губок, не обладающих специальными органами выделения. Впрочем, осморегуляторная деятельность экскреторных органов исключается также и у тех ракообразных, у которых продукт их выделения изотоничен с полостной жидкостью (Carcinus maenas, Eriocheir sinensis, Telphusa fluviatilis и др.). Schwabe (1933) считает, что осморегулирующим аппаратом высших Malacostraca являются покровы тела, а особенности осморегуляции Eriocheir и Astacus обязаны полной или почти полной непроницаемости покровов. У низших Malacostraca несомненны осморегуляторные функции антеннальных желез.

Нужно признать, что и в настоящее время в значительном количестве работ по вопросам осморегуляции и проницаемости покровов, вышедших за последние 10 лет, остается очень много неясного с чисто физиологической стороны. Остается неясным характер водносолевого обмена через покровы тела у морских беспозвоночных и характер их полупроницаемости. Остается недостаточно установленным, какова судьба и пути абсорбированной организмом воды и как эта вода выводится наружу. Неизвестно, где же сосредоточны осморегуляторные функции у тех беспозвоночных, у которых выделительные органы дают продукт, изотоничный с полостной жидкостью и кровью. Наконец, остается невыясненным, в чем сущность ядовитого воздействия на животное абсорбированной при понижении солености внешней среды воды—в наступающих различиях в осмотическом давлении, в нарушении процесса дыхания или в имеющем место проникновении солей внутрь тканей и клеток. Все эти вопросы требуют дальнейших исследований и необходимо советским сравнительным физиологам обратить внимание на фауну наших южных морей, дающих исключительно ценный материал для разрешения этой проблемы.

МЕТОДИКА

Уже давно выработанный метод определения солевой концентрации раствора по точке замерзания, измеряемой с помощью аппарата Бекмана, требующего для определения не менее нескольких кубических сантиметров жидкости (так называемый макрокриоскопический метод), неудобен для беспозвоночных, и поэтому Друкер и Шрейнер (1913) выработали так называемый микрокриоскопический метод, впервые примененный на биологических объектах Фриче (1917), а затем Светловым (1928). В микрокриоскопе определяется не точка замерзания, а точка плавления жидкости, и для определе-

ния нужен объем жидкости, не превышающий нескольких кубических миллиметров. Микрокриоскопический метод и являлся в течение последних 10 лет основным методом в работе с беспозвоночными. Уже в самое последнее время стали применяться и другие методы. Так Beadle (1937) пользовался для изучения концентрации полостной жидкости Nereis diversicolor измененным Baldes (1934) методом Hill (wapour pressure method). Claus (1937) для изучения изменений солевой концентрации полостной жидкости солоноватоводных и пресноводных клопов семейства Sigaridae использовал барджеровский метод (1904) в видоизменении Rast, улучшенном Spies (1933). Суть этого метода заключается в сравнении давления паров испытуемой жидкости с давлением паров стандартной жидкости, производимое в тонких капиллярах. Мы использовали в своей работе микрокриоскопический метод и применяли прибор, сконструированный Е. Веселовым (1936) и улучшенный в ряде деталей А. Шорыгиным и Л. Блиновым.

Определения с помощью микрокриоскопа представляют одно затруднение — выбор момента, соответствующего точке таяния жидкости в капилляре. Как капля ни мала, все же процесс ее таяния с начала образования жидкой фазы до момента полного исчезновения последнего кристалла занимает на шкале термометра 0,40—0,60°. К сожалению, авторы аналогичных исследований не указывают, в какой именно момент они производят отсчет термометра. Мы отмечали момент исчезновения в капле последнего кристалла, при этом мы использовали те указания о толщине капилляра и размерах капли, которые дает Веселов. Нельзя не принимать в расчет и тех указаний, которые дает в своей работе по дождевым червям П. Светлов (1926, 1928) в отношении влияния на отсчет температуры длительности процесса нагревания ванны криоскопа. Однако для нас было нецелесообразно затягивать время отдельного определения, так как это должно было бы сильно снизить то количество материала, которое мы могли бы пропустить через свой прибор. Нагревание прибора до момента плавления жидкости в капилляре занимало у нас обычно от 3 до 6 минут. Наконец, следует иметь в виду, что точка плавления морской воды, определяемая в микрокриоскопе, дает расхождение с таблицами точек замерзания морской воды разной солености, приводимыми в океанографических таблицах. Эта разница устанавливается уже при самой слабой концентрации морской воды и держится примерно на одном и том же уровне на 0,15 — 0,25° ниже показаний упомянутых таблиц. Таким образом, если по океанографическим таблицам температура замерзания морской воды 18‰ (у Севастополя) = — 0,97°, то в наших отсчетах мы получали точку ее плавления при отсчете термометра микрокриоскопа от — 1,17 до — 1,20°. Черноморская вода солености 5‰, которой по таблицам полагается замерзать при температуре — 0,27°, в криоскопе таяла при отсчете термометра от — 0,38 до — 0,41°.

Наиболее правильным надо считать сопровождение всех данных по определению точки замерзания полостной жидкости данными по точке замерзания воды, в которой содержится животное.

МАТЕРИАЛ

Для установления нормального типа тоничности полостной жидкости черноморской фауны беспозвоночных нами было проведено массовое определение точки замерзания полостной жидкости для ряда форм, что мы и даем в следующей ниже таблице. Большая часть данных представляет собой средние величины из ряда наблюдений.

№ п/п	Название формы	Δ° полостной жидкости	№ п/п	Название формы	Δ° полостной жидкости
	Polychaeta				
1	Nereis diversicolor	1,40	24	Xantho rivulosus	1,55
2	N. cultrifera	1,35	25	Macropodia longirostris	1,40
3	N. succinea	1,70	26	Gebia littoralis	1,60
4	Nephthys hombergi	1,50	27	Diogenes varians	1,60
5	Ophelia limacina	1,85	28	Calianassa subterranea	1,55
6	Arenicola grubei	1,55	29	Leander adspersus	1,60
7	Polycirrus sp.	1,60	30	Crangon vulgaris	1,15
8	Lagis koreni	1,50	31	Gammarus locusta	1,55
9	Stenelais boa	1,50	32	Sacculina carcini	1,60
	Mollusca			**Tunicata**	
10	Patella pontica	1,60	33	Molgula impura	1,65
11	Mytilus galloprovincialis	1,65	34	Ciona intestinalis	1,85
12	Mytilaster lineatus	1,75	35	Ascidiella aspersa	1,65
13	Syndesmya ovata	1,45			
14	Gastrana fragilis	1,60		**Echinodermata**	
15	Tapes rugatus	1,35			
16	T. rugatus v. bipartica	1,50	36	Synapta hispida	1,50
17	Cardium edule	1,50			
18	Pecten ponticus	1,35		**Pisces**	
19	Ostrea taurica	1,20	37	Uranoscopus scaber	
20	Teredo navalis	1,40		кровь	0,90
				моча	1,00
	Crustacea		38	Scorpaena porcus	
21	Carcinus maenas	1,80		кровь	0,80
22	Pachygrapsus marmoratus	1,90		моча	0,65
23	Eriphia spinifrons	1,75	39	Mullus barbatus	
				кровь	0.90

Средняя △° для всех 36 беспозвоночных = 1,57° при точке замерзания воды по данным криоскопа — 1,22°, иначе говоря, мы имеем весьма ярко выраженную для черноморских беспозвоночных гипертонию, за исключением изотоничной Ostrea taurica. Некоторая средняя степень гипертонии равна 0,35°.

Полученная средняя △° = 1,57° соответствует солености, близкой к 21—23‰. Как можно видеть по списку форм, мы имеем дело только с морским элементом фауны Черного моря.

Таким образом, видимо, за немногими исключениями, черноморская фауна гипертонична, при этом ее анизотония по точке замерзания полостной жидкости колеблется в пределах от 0,0° до 0,68°. Средняя для полихет депрессия равна 1,55°, для моллюсков 1,49° и для ракообразных 1,63°, т. е. для ракообразных она больше всего, на втором месте стоят полихеты и на третьем — моллюски. Teleostei находятся в Черном море еще в состоянии гипотонии. Высокий показатель анизотонии дают Tunicata (в среднем 1,75°).

Рассмотрим теперь наш материал по отдельным группам.

Высшие ракообразные давно уже являются классическим объектом для исследований по процессам осморегуляции. Особенно стали известны в этом отношении Carcinus maenas и Astacus fluviatilis. Наличие у многих Malacostraca покровов тела, почти непроницаемых для воды и солей, в сочетании с осморегуляторными способностями обусловило легкость проникновения морских Malacostraca в пресную воду. В этом отношении Malacostraca могут быть поставлены в ряд только с костными рыбами. Последние также хорошо защищены от проникновения солей и воды, извне одевающей их слизью. Эти свойства ракообразных и рыб обеспечили для этих двух групп со-

вершенно исключительную перед всеми другими группами морской фауны возможность проникновения в солоноватоводные зоны и пресную воду и образовывания реликтовых комплексов.

Для Crustacea мы располагаем материалом по изменению внутренней солености при изменении внешней у 1) Pachygrapsus marmoratus, 2) Carcinus maenas, 3) Gebia littora lis, 4) Leander adspersus.

Среди них, несомненно, на первом месте по осморегуляторным способностям должен быть поставлен Pachygrapsus marmoratus, самый обычный вид краба в Черном море. Его полостная жидкость имеет наиболее высокую концентрацию из всех 35 форм и ее $\triangle^{\circ}$ колеблется между 1,80 и 2,05°. На рис. 4 дано соотношение внутренней и внешней солевой концентрации при переносе краба в воду разной солености. Ход кривой для Pachygrapsus marmoratus чрезвычайно характерен. При более обычных для краба соленостях (10—18‰) он сохраняет одну и ту же внутреннюю соленость, т. е. оказывается вполне гомойосмотичным. При понижении концентрации среды ниже 9‰ внутренняя соленость краба падает, и он становится пойкилосмотичным. При повышении солености среды выше 30‰ краб также теряет способность к осморегуляции и переходит к состоянию

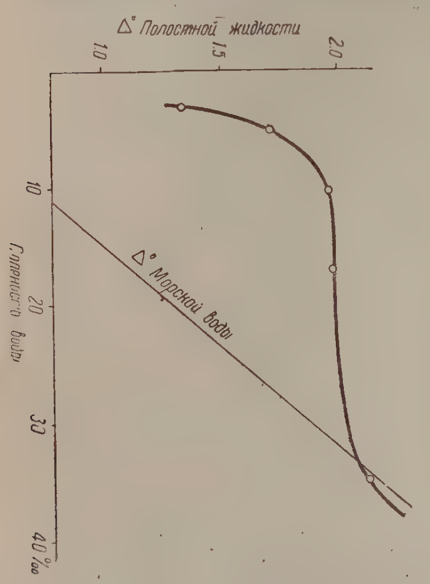


Рис. 4. Соотношение внутренней и внешней солености у Pachygrapsus marmoratus Черного моря

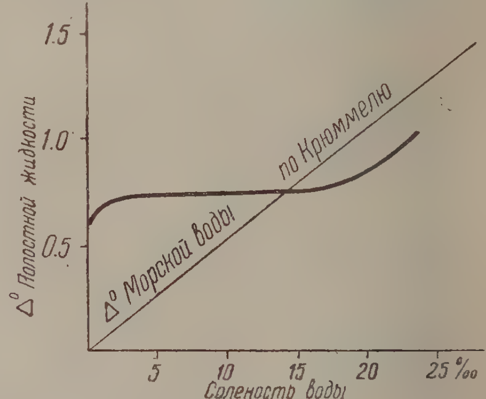


Рис. 5. Соотношение внутренней и внешней солености у Sigara lugubris (по Клаусу)

постоянной степени гипотонии. Впервые на возможность гипотонии для ряда морских форм вполне определенно указывает Schwabe (1933). В ряде наших наблюдений мы также имеем случаи перехода при повышении внешней солености к гипотонии, однако этот вопрос требует еще дальнейших особо тщательных наблюдений.

Кривая, приведенная для Pachygrapsus, по своей сути чрезвычайно сходна с прекрасной кривой, данной Claus (рис. 5) для солоноватоводного клопа Sigara lugubris. Так же как и у P. marmoratus, при обычных для клопа соленостях (5—18‰) он прекрасно поддерживает постоянство солевой концентрации. В воде ниже 5‰ внутренняя соленость клопа резко падает, при повышении выше 18‰ резко повышается и переходит в гипотонию.

Этот тип кривой свойственен, как мы увидим, большому числу наиболее эвригалинных форм, снабженных в той или иной мере осморегулирующим аппаратом. При переносе в воду иной концентрации у P. marmoratus сглаживающаяся в первое время после пере-

садки анизотония в дальнейшем возрастает, и краб стремится вернуться к свойственной ему солености в нормальных солевых условиях (рис. 6 и 7). Этот краб хорошо живет в каспийской воде

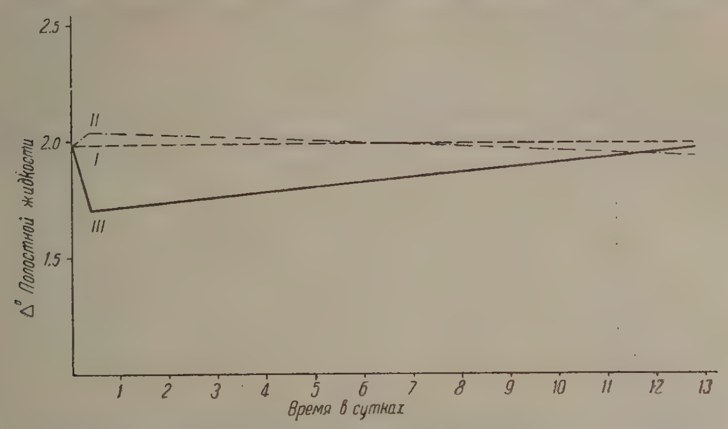


Рис. 6. Изменение внутренней солености черноморского Pachygrapsus marmoratus, перенесенного в каспийскую воду солености 35⁰/₀₀ (II) и 10⁰/₀₀ (III). I — нормальное состояние. Длительность опыта 13 суток

и его осморегуляторные способности не нарушаются. В аральской воде наблюдается значительная смертность. Впрочем, в одном случае 2 экземпляра P. marmoratus прожили в аральской воде 35⁰/₀₀ 16 дней, после чего были взяты для криоскопии.

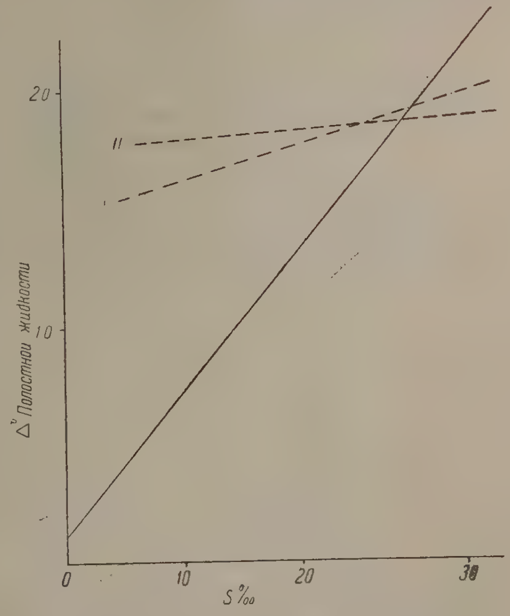


Рис. 7. Изменение внутренней солености у черноморского Pachygrapsus marmoratus при переносе в каспийскую воду разной солености через 9 (I) и 13 суток (II)

Черноморский Carcinus maenas также сохраняет высокую солевую концентрацию полостной жидкости ($\triangle^\circ = 1{,}80^\circ$), превышающую по точке замерзания внешнюю среду на 0,55 — 0,60° (рис. 8), и обладает, как ему и свойственно, хорошими осморегуляторными способностями. Так же как и у Pachygrapsus, но не в такой резкой степени, заметно падение внутренней солевой концентрации при опускании внешней солености ниже 4⁰/₀₀. При поднятии внешней солености выше 30 — 35⁰/₀₀ внутренняя соленость возрастает пропорционально росту внешней солености, краб теряет гомойосмотичность и становится гипотоничным на —0,15—0,20°. Во всех случаях и при разных соленостях выделения антеннальных желез C. maenas оказываются почти полностью изотоничными полостной жидкости не только в черноморской, но и в каспийской и аральской воде. Расхождения

в депрессии точки замерзания обеих сред не превышали никогда 0,1°, обычно же они определяются несколькими сотыми градуса.

Таков же в общем ход кривой и у Gebia littoralis (рис. 9). Но

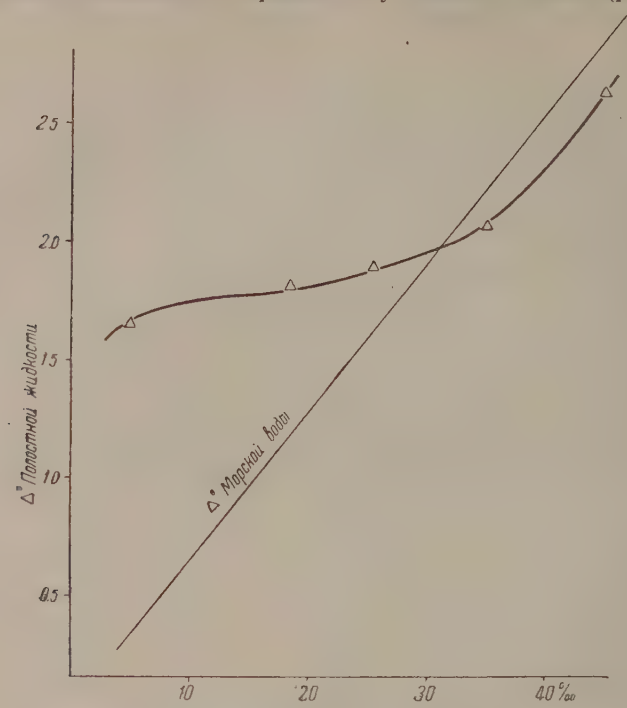


Рис. 8. Соотношение внутренней и внешней солености у черноморского Carcinus maenas в течение первых трех суток

при повышении концентрации воды выше 25—30‰ рак переходит в состояние изотонии, а не гипотонии.

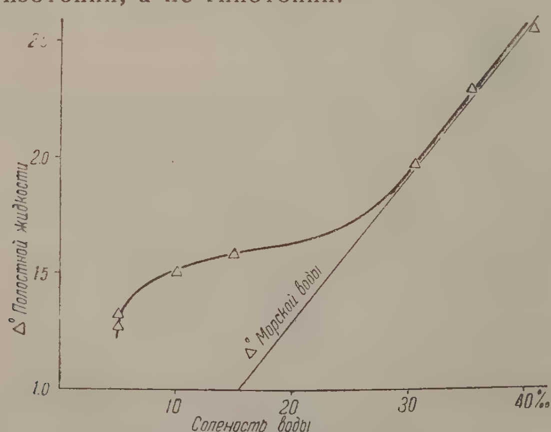


Рис. 9. Соотношение внутренней и внешней солености у черноморской Gebia littoralis через 45 часов после переноса в новую среду

Довольно большой материал собран нами по креветке Leander adspersus, являвшейся как бы своеобразным контролем. Как известно,

эта креветка, случайно попав несколько лет назад в Каспийское море, колоссально в нем размножилась.

На рис. 10 изображен ход кривой изменения внутренней солености креветки при изменении концентрации внешней среды. Как можно видеть, L. adspersus значительно уступает по осморегуляторным способностям трем первым представителям Decapoda, однако в основных чертах левая часть кривой повторяет характерные особенности кривых для предыдущих объектов: резкое падение внутренней солености при концентрации среды ниже 8—9⁰/₀₀ и приближение к изотонии при соленостях свыше 25⁰/₀₀. Что касается правой

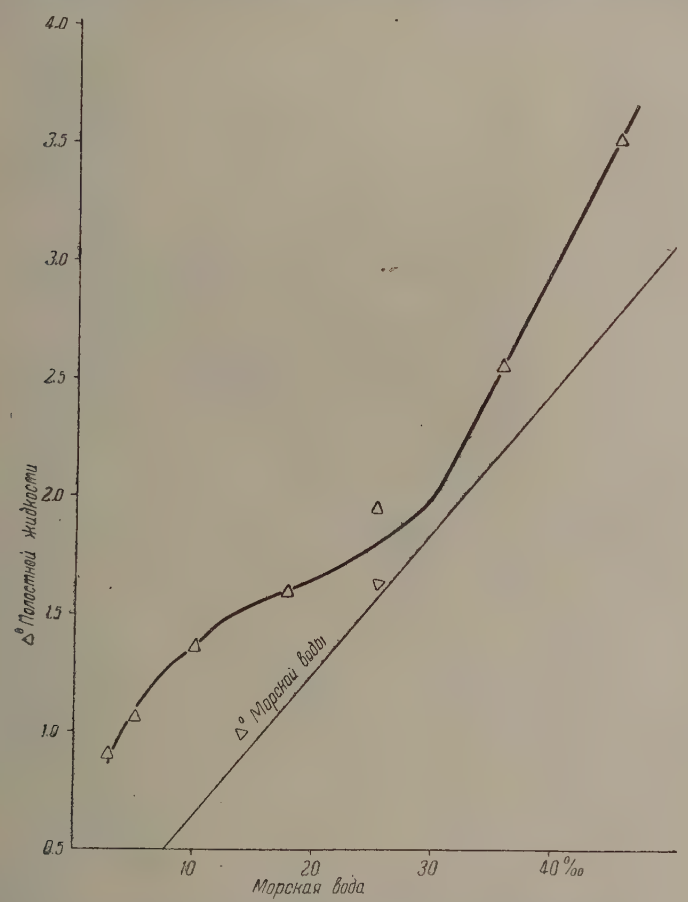


Рис. 10. Изменение внутренней солености у черноморской креветки Leander adspersus в воде разной солености

части графика, то здесь мы видим несколько своеобразный ход, не встречавшийся нам ранее. Однако, как мы увидим дальше, такой ход кривой встречается неоднократно и в других группах. Возможно также, что подобное явление могло бы обнаружиться и на предыдущих объектах, если бы мы пользовались и для них столь высокими концентрациями воды. При повышении внешней солености свыше 35⁰/₀₀ у креветки начинает нарастать степень гипертонии — при 35⁰/₀₀ она равняется 0,35°, при 45⁰/₀₀ уже 0,75°. К сожалению, мы не знаем степени тоничности продукта выделения антеннальных желез у L. adspersus. Это явление можно было бы объяснить следующим

образом. Уже при 35—40‰ тело животного отдает 80—90% содержащейся в нем воды. При дальнейшем повышении внешней солености, когда уже отдана главная масса воды, если имеется какой-то аппарат, вырабатывающий гипотонический продукт, например, нефридии полихет или ракообразных, неприостановившаяся деятельность этих желез может создавать за счет небольшого количества оставшейся в теле воды значительный подъем внутренней концентрации. Во всяком случае поступление воды внутрь тела приостанавливается. Выравнивания внутренней солености и возврата к нормально свойственной организму концентрации полостной жидкости, подобно

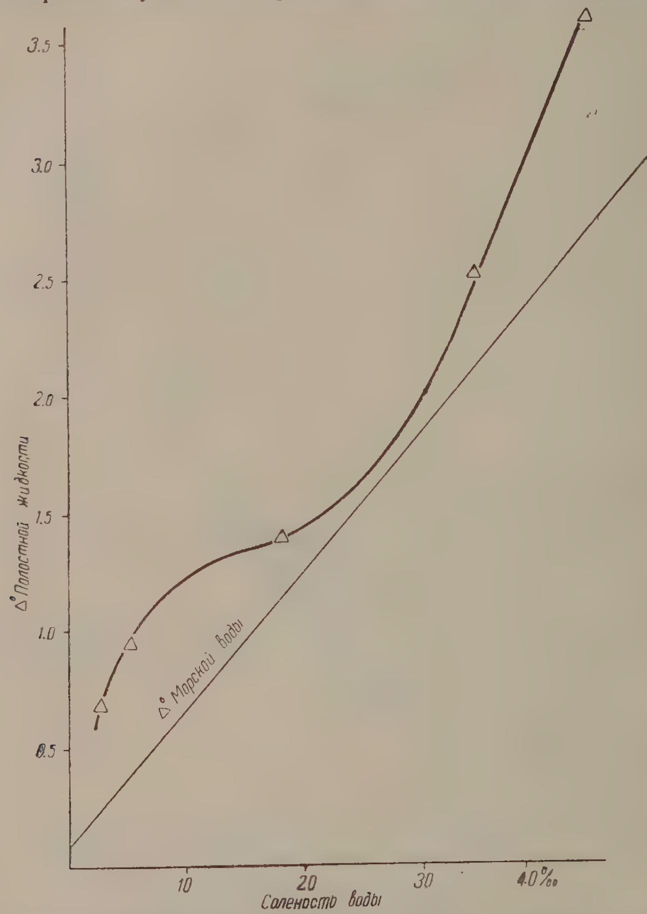


Рис. 11. Изменение внутренней солености у черноморской Nereis diversicolor при переносе в воду различной солености

тому как мы видели это у P. marmoratus, у L. adspersus мы не наблюдали. Правда, у нас с ним не было столь длительных опытов, как с P. marmoratus.

Полихеты значительно уступают ракообразным по своим осморегуляторным способностям.

Материал по изменению внутренней солености мы имеем по следующим формам полихет: 1) Nereis diversicolor, 2) N. cultrifera, 3) Arenicola grubei, 4) Nephthys hombergi.

N. diversicolor выделяется среди полихет своей большой эвригалинностью и несомненным наличием осморегуляторного аппарата.

Ход кривой зависимости солевой концентрации полостной жидкости от солености внешней среды (рис. 11) весьма схож с таковым для Leander adspersus. Также в левой части, при сильном падении внешней солености, резко падает и внутренняя соленость. При повышении внешней солености выше 25—30‰ N. diversicolor приближается к изотонии, но при дальнейшем повышении степень положительной анизотонии начинает нарастать — при солености воды 35‰ она равна 0,20, при солености 45‰—0,45°. В отдельных случаях степень гипертонии у N. diversicolor в воде 45‰ колебалась от 0,1 до 0,9°, независимо от прошедшего после пересадки промежутка времени.

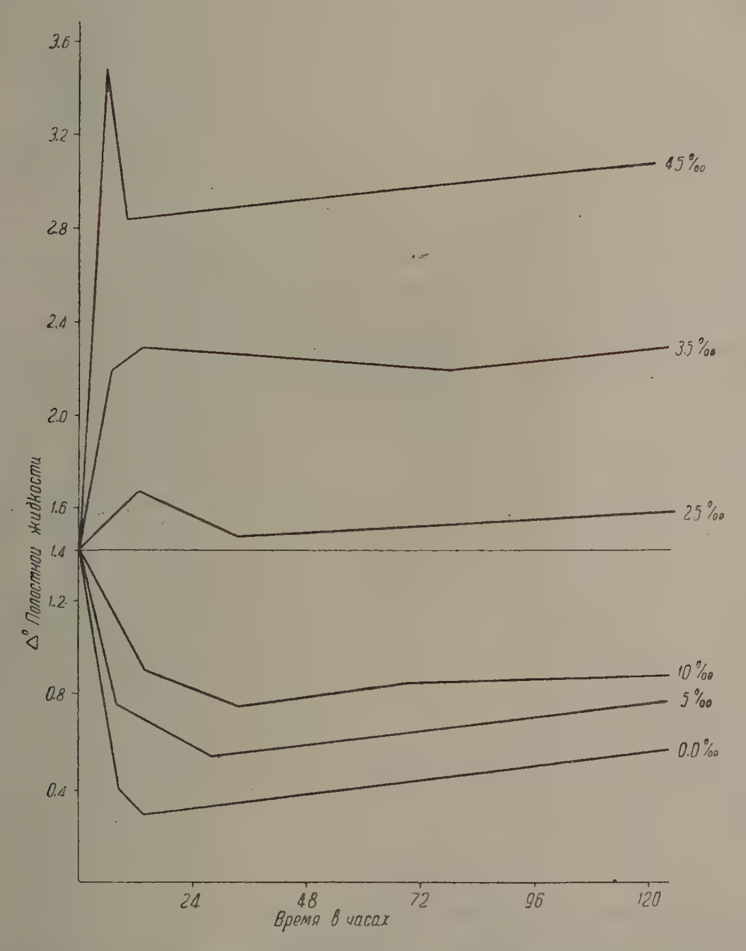


Рис. 12. Ход колебаний солености полостной жидкости N. diversicolor при переносе в разные солености черноморской воды в течение 5 суток

Действие осморегуляторного аппарата N. diversicolor можно видеть и на рис. 12. Вскоре после пересадки червя в новую среду (через 6 часов) наблюдается наибольшее отклонение внутренней солености в сторону изменения внешней солености и следом за этим часто такой же резкий обратный ход — попытка возвращения к исходной внутренней концентрации. В дальнейшем кривая идет более или менее горизонтально, в большинстве случаев медленно откло-

няясь в сторону нарастания анизотонии, но не достигает уровня первоначального скачка. Этот обратный скачок внутренней солености, происходящий в течение первых 12 часов после переноса, выравнивает 30—50% происшедшего изменения.

Значительно разнится от предыдущей, весьма эвригалинной, Nereis cultrifera (рис. 13). Эта полихета также гипертонична в нормальных условиях ($\triangle^\circ = 1{,}35^\circ$), но период колебаний внешней солености, при которых действует осморегуляторный аппарат, невелик (14 — 20‰). При повышении солености воды свыше 25‰ иногда очень сильно возрастает гипертоничность и в отдельных случаях достигает при солености воды 40‰ 1,5° (рис. 13, III) (у N. diversicolor не выше 0,90°). В каспийской воде степень гипертонии в концентрированной воде меньше, чем в черноморской, но не наблюдается в той форме, как у N. diversicolor. Таким образом, у N. cultrifera несомненно наличие осморегуляторного аппарата, но проявление его во всех деталях слабее, чем у N. diversicolor. Если наблюдать изменение внутренней солености во времени, то здесь так же, как и у N. diversicolor, наблюдается сначала резкий скачок внутренней солености в сторону анизотонии и столь же резкий скачок в обратную сторону, но тогда как у N. diversicolor скачок вверх и вниз занимал всего 12 часов, здесь он тянется около двух суток (рис. 14). Кроме того, у N. cultrifera степень гипертонии больше, чем у N. diversicolor.

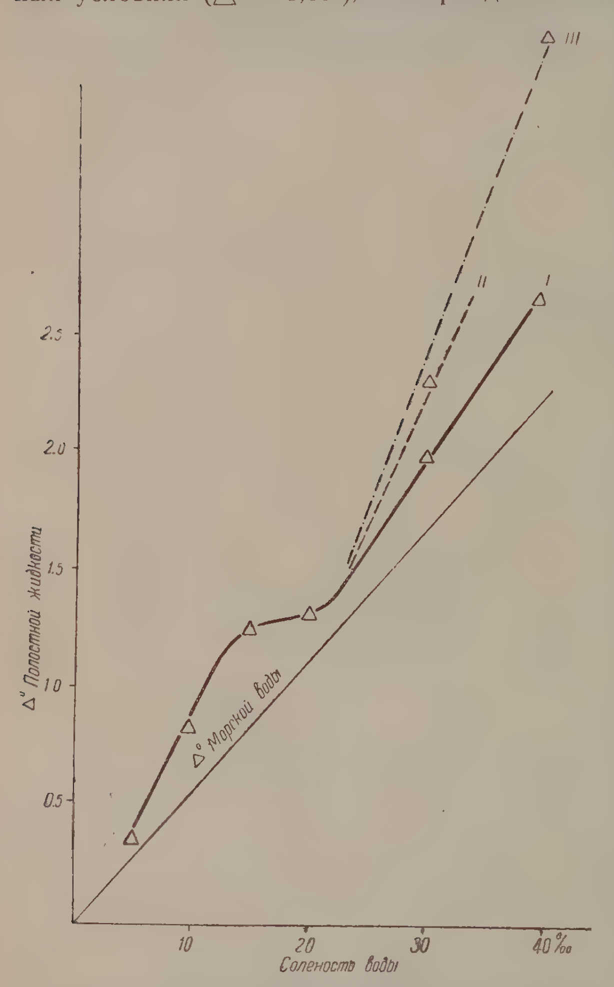


Рис. 13. Изменение внутренней солености у черноморской Nereis cultrifera при переносе в воду различной солености. I — средний ход, II и III — наиболее резкие случаи гипертонии

Arenicola grubei дает несколько своеобразную картину соотношения внутренней и внешней солености в том отношении, что, подобно N. cultrifera, у нее очень короток период гомойосмотичности (рис. 15, II), при солености воды 15—20‰ или его совсем нет (I, III). В большинстве же наблюдается при солености ниже 22—23‰ постоянная степень гипертонии (по $\triangle^\circ = 0{,}3—0{,}6^\circ$). При повышении концентрации среды наблюдаются все три возможных слу-

чая — иногда нарастание сильной гипертонии (до 1,7° по точке замерзания полостной жидкости), иногда — переход как бы в изотонию (II), иногда в сильную гипотонию (до 1,0° по точке замерзания полостной жидкости). Никакой последовательности в смене во времени по этим трем состояниям, как можно видеть и на рисунке, мы не наблюдали.

Теперь нам остается перейти к моллюскам. В общем их осморегуляторные способности не выше, чем у полихет, но среди них мы не нашли форм с такой ярко выраженной осморегуляторной способностью, как у Nereis diversicolor.

Syndesmya ovata (рис. 16) дает наиболее яркий пример организма гипертоничного в среде меньшей солености, чем 20—25⁰/₀₀, при сохраняющейся одной и той же степени гипертонии. В солености более высокой наблюдаются самые различные результаты, подобно тому, как мы это видели у Arenicola grubei (рис. 15), но с гораздо меньшей степенью крайних отклонений. Основным же состоянием, видимо, является переход в изотонию (рис. 16, I и II).

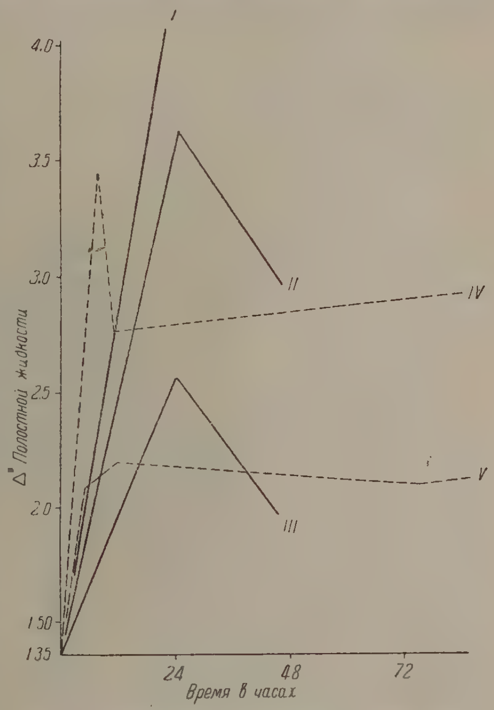


Рис. 14. Изменение внутренней солености у черноморских N. cultrifera (I, II и III) и N. diversicolor (IV и V) в воде разной солености. I и IV—45⁰/₀₀, II и V—35⁰/₀₀, III—25⁰/₀₀

Во времени у Syndesmya внутренняя соленость претерпевает при изменении внешних соленостей колебания (рис. 17 и 18), сходные с тем, что мы видели у полихет. После первого резкого скачка имеет место столь же резкое падение на 30—40%; затем иногда второй скачок. После этих резких колебаний, протекающих в течение 3 суток, наступает плавный ход кривой, иногда горизонтальный, иногда повышающий, иногда понижающий солевую концентрацию полостной жидкости. Резкие колебания в течение первых трех суток указывают на действие каких-то осморегуляторных сил.

Черноморский гребешок, Pecten ponticus (рис. 19), одна из наиболее слабо осморегулирующих форм и с очень слабо выраженной гипертонией. Вместе с Ostrea taurica они имеют наиболее слабую гипертонию в нормальной черноморской воде (у Pecten $\triangle°$ всего на 0,10—0,15° меньше, чем у воды). У некоторых экземпляров Pecten при понижении внешней солености наблюдается постепенный переход в изотонию без всякого перехода кривой в горизонтальное положение (II). У других экземпляров наблюдается некоторая задержка понижения внутренней солености при понижении внешней (I).

Из форм моллюсков, с которыми мы имели дело, одной из наименее приспособленной к изменению солености среды является Ostrea taurica, и понятно, почему в конце прошлого столетия предприятие промышленника Македонского не удалось и перевезенная в Каспийское море устрица в нем не выжила. Весьма вероятно, что

устрица в Черном море обитает на грани своего ареала. Из всех 35 форм у O. taurica оказалась наивысшая точка замерзания полостной жидкости, очень близкая к состоянию изотонии.

Итак, типичным для черноморской фауны беспозвоночных можно считать состояние гипертонии полостной жидкости по отношению к внешней среде. Из 35 обследованных форм только Ostrea taurica

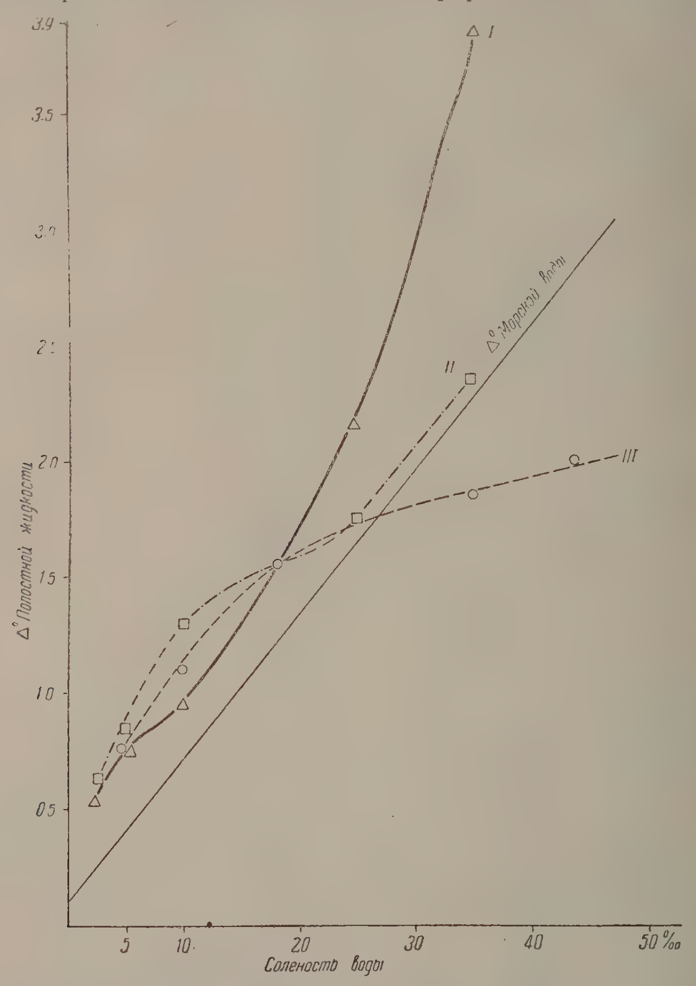


Рис. 15. Соотношение внутренней и внешней солености у черноморской Arenicola grubei через 7 (I), 25 (II) и 12 (III) часов после пересадки в новую среду

может считаться изотоничной. Средняя △° для всех 35 форм =1,57°, а для черноморской воды окрестностей Севастополя и по определению криоскопа 1,22°, таким образом, степень гипертоничности по точке замерзания может быть определена в 0,35°. △° = 1,57° соответствует приблизительно солености морской воды 21—23‰ (по криоскопическим определениям). Следует отметить, что эта соленость близка к грани между морскими и солоноватоводными бассейнами в делении, проводимом Н. Книповичем. Трудно, правда,

указать внутреннюю закономерность этой грани для рассматриваемых явлений, однако можно думать, что средиземноморская фауна, заселяя Черное море, именно на этой солености (в среднем) переходила из состояния изотонии в состояние гипертонии. В этом факте можно искать биологического обоснования в проведении самой внешней границы солоноватых вод от морских на солености, близкой к 22—24$^0/_{00}$, т. е. ту среднюю грань, на которой морские организмы переходят в состояние гипертонии.

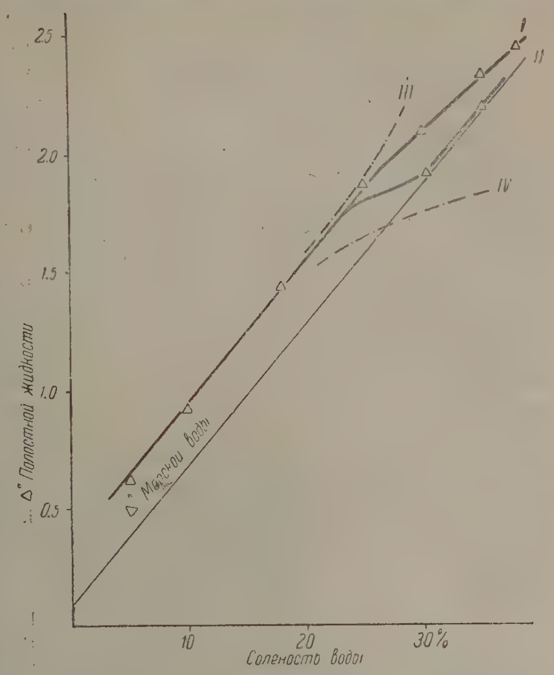


Рис. 16. Соотношение внутренней и внешней солености у черноморской Syndesmya ovata через 72 часа после пересадки в новую среду. I и II случаи, близкие к переходу в изотонию. III и IV случаи крайних степеней отклонения в сторону анизотонии

Шлипер (1929) показал, что у Nereis diversicolor в наполовину разведенной морской воде (т. е. около 17$^0/_{00}$) внутренняя соленость понижается только на 32% (через 3 дня), а в вчетверо разведенной воде (около 8,5$^0/_{00}$) на 5% (через 2 дня). Таким образом, уже при 17$^0/_{00}$ N. diversicolor оказывалась гипертоничной. Это наблюдение было повторено и Бидлем (1937), подтвердившим, что с понижением внешней солености N. diversicolor переходит из изотонии в небольшую гипертонию, сохраняющуюся примерно на одном уровне.

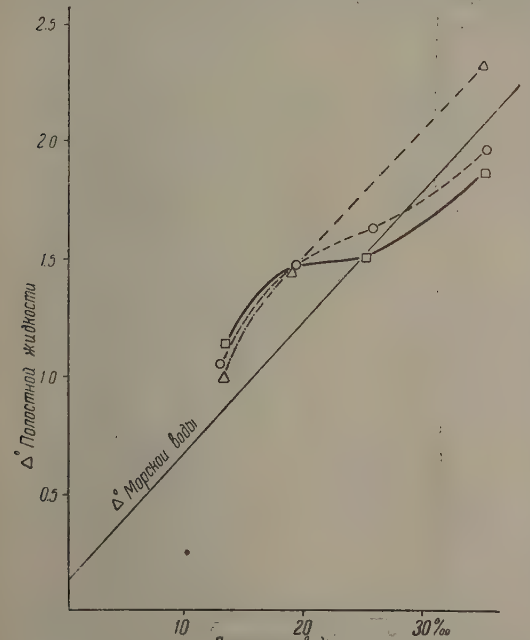


Рис. 17. Соотношение внутренней и внешней солености у черноморской Syndesmya ovata в каспийской воде через 8 (I), 48 (II) и 72 (III) часа после пересадки в новую среду

В определенной степени все рассмотренные формы обладают осморегуляторными способностями, причем наиболее гомойосмотичными они оказываются в пределах обычных для них в нормальных усло-

виях колебаний солености. Чем более эвригалинен организм, тем больший диапазон солености охватывается осморегуляторной деятельностью, удерживающей внутреннюю соленость более или менее на одном уровне. У Pachygrapsus marmoratus это имеет место при солености воды от 8 до 30‰, у Nereis diversicolor — от 8 до 23‰, у N. cultrifera — всего от 14 до 20‰. За пределами эффективного действия осморегуляторного механизма черноморские беспозвоночные проявляют тенденцию к переходу от гипертонии к изотонии и теряют гомойосмотичность. При понижении внешней солености меньше 5—10‰ наблюдается у многих форм (вероятно, у всех) резкое падение и внутренней солености. Если бы этого падения не было, формы могли бы проникать в пресную воду, что и наблюдается, например, у Eriocheir sinensis. Именно эта-то неспособность удержать внутреннюю соленость на нужном уровне, при падении внешней солености до 5‰ и ниже, даже у наиболее эвригалинных морских и у солоноватоводных форм (как показал Claus, 1937, на Sigara lugubris) и является той гранью, перескочить через которую могут лишь немногие формы и то при наличии специальной палеогеографической смены режима. Можно думать, что эта способность закрепляется в организме как генотип и фенотипически приобретаться не может. Еще Бедан путем постепенного приучения добился

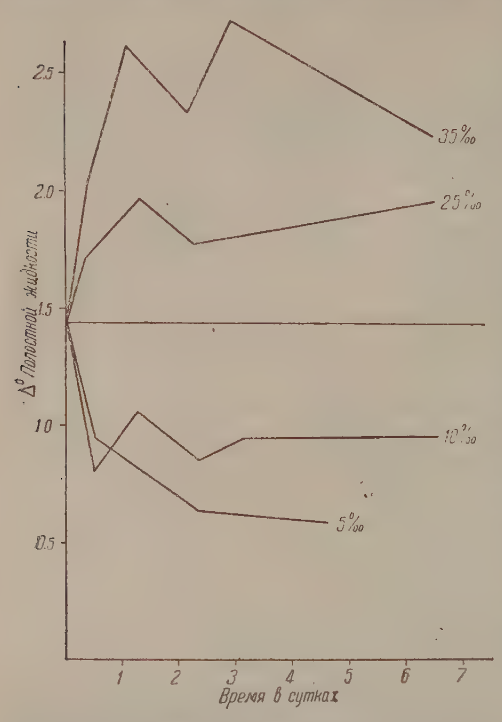
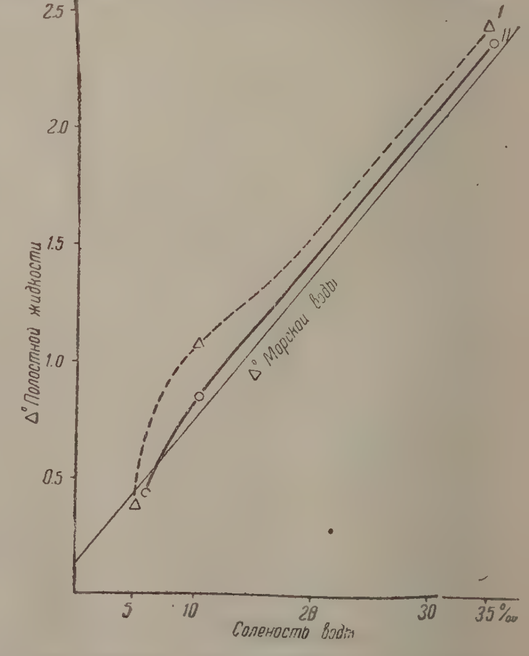
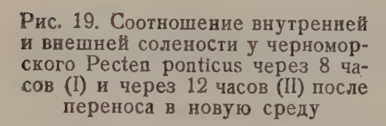


Рис. 18. Изменение внутренней солености у черноморской Syndesmya ovata в течение 7 суток после переноса в новую среду




Рис. 19. Соотношение внутренней и внешней солености у черноморского Pecten ponticus через 8 часов (I) и через 12 часов (II) после переноса в новую среду

существования некоторых пресноводных форм в морской воде, однако этой индивидуально выработанной способностью, приобретенной в порядке фенотипа, дело и кончалось — способности размножаться и существовать в морской воде эти формы не приобрели.

При повышении концентрации черноморской воды у многих черноморских форм наблюдается иногда весьма значительное увеличение степени гипертоничности.

При длительном наблюдении перенесенных в иную соленость черноморских беспозвоночных обычно наблюдается резкое изменение внутренней солености в сторону нарушения внешней солености и следом за этим столь же резкий скачок в обратную сторону, иногда на 30—50% возвращающий животное к исходной концентрации полостной жидкости. Иногда наблюдается еще и второй скачок. Этот период резких изменений занимает от $^1/_2$ (у более эвригалинных) до 3 (у наименее эвригалинных) суток. После этого кривая изменения солености приобретает спокойный ход. Только у одного Pachygrapsus marmoratus мы наблюдали способность полного возвращения через 12 суток к своей исходной концентрации полостной жидкости в воде 10 и $35^0/_{00}$.

В пределах общего характерного типа солевой регуляции черноморских беспозвоночных можно выделить несколько форм (рис. 20), между которыми, однако, наблюдаются переходы и никакой резкой грани между гомойосмотичными и пойкилосмотичными формами провести нельзя, почему естественно применительно к черноморской фауне беспозвоночных говорить не о пойкилосмотичных и гомойосмотичных формах, а о более или менее гомойосмотичных. Впрочем, Beadle и Dakin и Edmons считают, что и для морской фауны противопоставление этих двух типов может приниматься только условно.

Для наиболее гомойосмотичных форм, как Pachygrapsus и Carcinus, характерна кривая № 1 (рис. 20), с наиболее горизонтальным ходом кривой при соленостях от 5—8 до $30—35^0/_{00}$ и с переходом в гипотонию в концентрированной воде. Gebia littoralis соответствует № 2 (рис. 20). Хорошо удерживая внутреннюю соленость при солености окружающей среды $5—25^0/_{00}$, с дальнейшим повышением концентрации среды они дают переход в изотонию. У всех трех перечисленных форм при повышении концентрации среды выше $30^0/_{00}$ наблюдается или гипотония (у наиболее гомойосмотичных), или изотония, но никогда мы не наблюдали случаев гипертонии. Кривая № 3 (рис. 20) соответствует таким формам, как Leander adspersus, Nereis diversicolor, N. cultrifera.

В несколько меньшей степени, чем предыдущая группа, они проявляют гомойосмотичность в соленостях ниже $25^0/_{00}$. В концентрированной же воде они обнаруживают нарастающую гипертонию, причем разница в $\triangle^\circ$ внутренней и внешней среды может достигать 1,5—1,7°.

У трех последних форм (Leander и оба вида Nereis) при солености среды свыше $25—30^0/_{00}$ мы всегда наблюдали сильное нарастание положительной анизотонии и не имели случаев изотонии или гипотонии.

Arenicola grubei и особенно Syndesmya ovata соответствуют кривой № 4 (рис. 20). При солености воды ниже $30^0/_{00}$ они сохраняют одну и ту же степень гипертонии; с повышением концентрации среды более обычной они переходят к изотонии, давая, однако, случаи и гипертонии и гипотонии. При повышенной концентрации среды у этой группы форм обнаруживается какая-то неустойчивость реакции, и сходные во всех отношениях серии дают на высоких соленостях резкие колебания в результатах с расхождением в показателях концентрации полостной жидкости при солености среды—$35^0/_{00}$ до 2,0°

по $\triangle°$ (см. рис. 15). Кривой № 5 (рис. 20) в нашем материале соответствует только Pecten ponticus. При небольшой гипертонии в нормальной черноморской воде он сводит ее в изотонию и при пони-

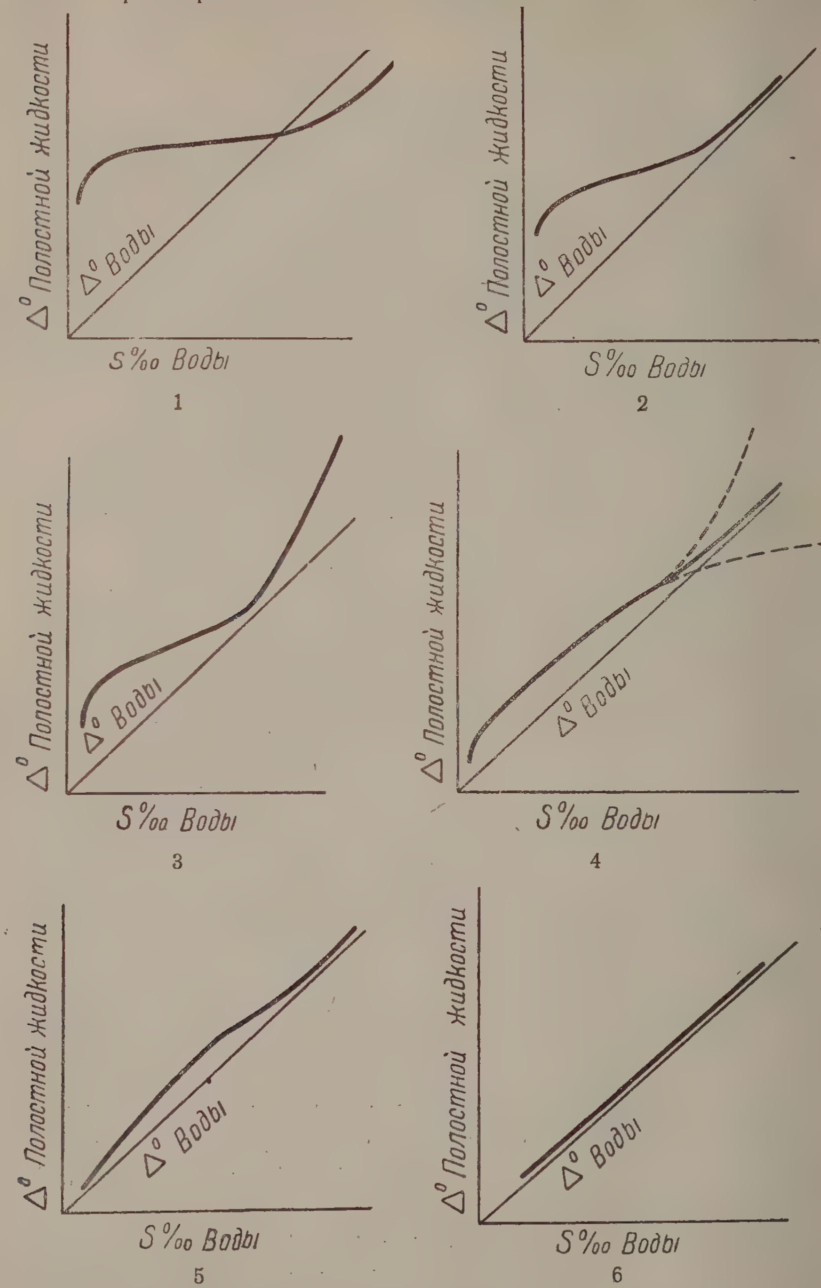


Рис. 20. Схема основных форм соотношения внутренней и внешней солености у черноморских беспозвоночных. Объяснения в тексте

жении и при повышении солености среды. Наконец, к кривой № 6 (рис. 20) с некоторым вероятием можно отнести Ostrea taurica. Нужно думать, что в черноморской фауне может оказаться немало форм

типично изотоничных и живущих здесь на крайнем пределе возможности, подобно тому как, по Шлиперу, Asterias rubens обитает в западной части Балтийского моря.

В заключение мы сделали попытку несколько обобщить наш материал (рис. 21). Если по оси абсцисс отложить соленость в порядке убывания от средиземноморской воды до пресной, а по оси ординат нормальную степень гипертонии, характерную соответственной фауне, то мы получим типичную S-образную кривую (рис. 21, I), проведенную нами по четырем точкам—средняя Δ° для средиземноморских беспозвоночных (по Bottazzi), для черноморских (по нашим данным), для азовских (по данным Бирштейна и Карпевич) и, наконец, используя ряд данных литературных и собственных, для пресноводных беспозвоночных. При падении солености до 30—28$^0/_{00}$ организмы остаются изотоничными. При солености среды от 24 до 16$^0/_{00}$ имеет место резкое нарастание гипертонии полостной жидкости. С дальнейшим падением

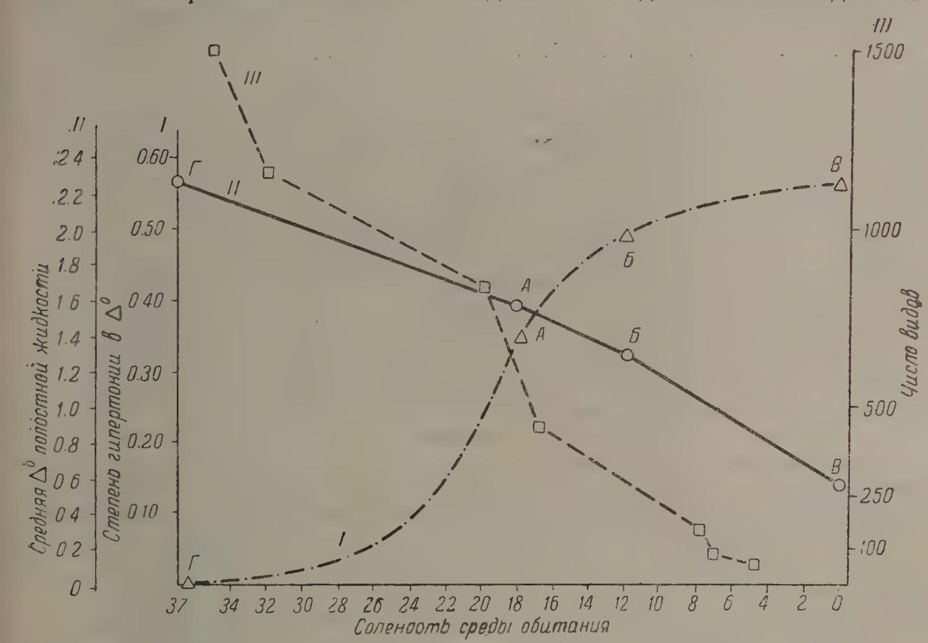


Рис. 21. Соотношение между соленостью среды обитания и степенью гипертонии полостной жидкости у средиземноморских, черноморских, азовских и пресноводных беспозвоночных. I — средиземноморская, II — черноморская, III — азовская, IV — пресноводная фауна

солености возрастание анизотонии почти прекращается и при солености 12$^0/_{00}$ и ниже кривая имеет почти горизонтальный ход.

Нанесенная на этот же график кривая II соответствует падению концентрации полостной жидкости беспозвоночных в абсолютных величинах с переходом из Средиземного моря через Черное и Азовское и также до пресной воды. Наконец, кривая III показывает падение числа видов животных при переходе от Немецкого моря в глубь Балтийского. Можно видеть, что на солености от 20 до 17$^0/_{00}$ происходит наиболее резкое уменьшение числа морских форм, обитающих при данных соленостях. Столь же значительное убывание числа форм имеет место в Немецком море и при падении солености от нормальной морской до 33$^0/_{00}$.

В результате проведенных экспериментов мы считаем, что имеются достаточные основания предполагать возможность существо-

вания в каспийской воде таких форм, как Pachygrapsus, Carcinus, Gebia, N. diversicolor (возможно, и N. cultrifera). Что касается Syndesmya ovata, то в отношении ее показатели изменения внутренней солености не дают ясного ответа.

ЛИТЕРАТУРА

(кроме работ, указанных в 1-й части данной статьи)

1. Bateman J. B., Journ. Exper. Biol., X, 1933.—2. Beadle L. C., Journ. of Experim. Biol., 8, 1931.—3. Beadle L. C., Journ. of Experim. Biol., XI, 1934.—4. Beadle L. C., Journ. of Exper. Biol., XIV, 1937.—5. Berger E., Pflüg. Arch. ges. Phys., 1931.—6. Bethe A., Pflüg. Arch. ges. Phys., 1934.—7. Beudant F., Ann. Chem. Phys., 1816.—8. Bialaszewicz K., Acta Biol. Exper., V, 1930.—9. Bialaszewicz K., Arch. Int. Phys., 35, 1932, 36, 1933.—10. Bogucki M., Arch. Intern. Phys., 35, 1932, 38, 1934.—11. Bottazzi F., Erg. Phys., 7, 1908.—12. Claus A., Zool. Jahrbücher, Abt. für Zool. und Phys. der Tiere, 58, 1937.—13. Dakin W., Biochem. Journ., 3, 1908.—14. Dakin W., Int. Rev. Hydr., 5, 1912.—15. Dakin W., Nature, 1931.—16. Dakin W. and Edmonds, E. Austral. Journ. Exper. Biol. and. Med., 8, 1931.—17. Fredericq L., Bull. Acad. roy. Belg., IV, 1882.—18. Fredericq L., Arch. Zool. exper. et gén., III, 1884.—19. Fredericq L., Bull. Ac. roy. Belg., 3, 1898, 2, 1901, 8, 1901.—20. Fredericq L., Arch. de Biol. 20, 1904.—21. Eredericq L., Arch. Intern. Phys., 2, 1905, 9, 1922.—22. Hykes O., Biologiske Spisu, 1929.—23. Hykeš O., C. R. Soc. Biol., 103, 1930.—24. Koizumi T., Sci. Rep. Tôhoku Univ., IV, 7, 1932.—25. Margaria R., Proc. Roy. Soc., 107, 1931.—26. Macallum A., Physiolog. Reviews, 6, 1926.—27. Macallum A. Trans. Canad. Int., 7, 1904.—28. Nagel H., Z. vergl Phys., 21, 1934.—29. Pantin C., Journ. Exper. Biol., 8, 1931. Biol. Rev., 6, 1931.—30. Pearse A., Biol. Bull., 54, 1928. Pap. Tortugas Lab., 28, 1932.—31. Peters H., Z. Morph. Ökol. Tiere, 1935.—32. Pieh S., Pflüg. Arch. Ges. Phys., 1935.—33. Remane A., Zool. Anz. 7 Supplementband, 1934.—34. Schlieper C., Z. vergl. Phys., 9, 1929, Zool. Jahrb. Abt. Anat., 52, 1930. Biol. Reviews, 5, 1930. Biol. Zentralbl., 51, 1931. Z. vergl. Phys., 18, 19, 20, 1933. Verh. Vereinig. Limnolog., 6, 1933. Biol. Reviews 10, 1935. Biol. Zentralbl., 56, 1936. S. B. Ges. Naturw. Marburg, 70 1936.—35. Scholles W., Z. vergl. Phys., 19, 1933.—36. Schwabe E., Z. vergl. Phys., 19, 1933.—37. Svetlov P., C. R. Ac. Sc. U. S. S. R., 1926.—38. Светлов П., Труды особой зоологической лаборатории, Серия II, 13, 1928.—39. Tarussof. B., Protoplasma 9, 1930.—40. Weil E. and Pantin C., Journ. exper. Biol., 8., 1931.—41. Веселов Е. А., Труды Бородинской биологической станции, IX. 1936.—42. Yazaki M., Sci. Rep. Tôhoku Univ., 7, 1932.

Вследствие того, что корректура небольшой моей статьи об изменении веса креветки Leander adspersus во время линьки, напечатанной в № 3 Зоологического журнала за этот год, ко мне не поступала, я не имел возможности сделать необходимую вставку и добавить литературу. Пользуюсь случаем сделать это сейчас.

Явление увеличения веса при линьке было уже констатировано Olmsted и Baumberger (1923) на некоторых крабах (Hemigrapsus oregonensis, Pachygrapsus crassipes). У Pachygrapsus crassipes вес при линьке увеличился на 30%. То же наблюдал Drach (1936) для Maja sqinado. Наконец, Robertson (1937) наблюдал у Carcinus maenas увеличение веса при линьке на 70%.

Не является установленным, каким путем проникает вода в линяющих крабов—через всю поверхность тела или, может быть, через кишечник. Robertson предполагает большее вероятие первого предположения. Соответственно проникновению воды внутрь линяющего ракообразного понижается его внутренняя солевая концентрация. Так Schwabe (1933) указывает, что у крабов во время линьки резко падает внутренняя соленость. Мы имели возможность наблюдать у только что слинявшего Carcinus maenas падение $\triangle°$ полостной жидкости с нормальной для краба 1,80 до 1,30°.

1. Baumberger J. P. and Dill D. B., Physiol. Zool., 1, 1928.—2. Baumberger J. P. and Olmsted I. M. D., Physiol. Zool., 1. 1928.—3. Drach P., C. R. Acad. Sci. Paris, 202. 1935.—4. Olmsted I. M. D. and Baumberger J. P., J. Morph., 38, 1923.—5. Robertson I. P., Proceed. of the Royal Soc., 124, 1937.—6. Schwabe, Z. vergl. Physiologie, 19, 1933.

THE INFLUENCE OF CASPIAN AND BLACK SEA WATERS OF DIFFERENT CONCENTRATIONS UPON SOME COMMON BLACK SEA INVERTEBRATES

PART II. THE CHANGE OF INTERNAL SALINITY

L. A. Zenkewitch

(Laboratory of invertebrate zoology, Moskow University and laboratory of Benthos, Institute of Fisheries and Oceanography)

The work was conducted at the Sebastopol Biological Station. On p. 985 is given a list of the Black Sea invertebrates which were experimented upon. The numbers show their normal $\triangle^{\circ}$ which was determined by means of a microcryoscopic apparatus. The average $\triangle^{\circ}$ for all the 36 forms of invertebrates is 1.57°, and for the sea-water of Sebastopol $\triangle^{\circ}$ is 1,22, the Black Sea invertebrates having thus their mean hypertony equal to 0,35°. Ostrea taurica may be regarded as the only isotonic form, while the remaining 35 show a various degree of hypertony form 1,35° to 1,98°. For Polychaeta the mean $\triangle^{\circ}$ is 1,55°, for Molluscs 1,49° and for Crustacea 1,63°. The Teleosts are still in the state of hypotony. Out of 36 invertebrates Nereis diversicolor, N. cultrifera, Nephthys hombergi, Arenicola grubei, Syndesmya ovata, Pecten ponticus, Ostrea taurica, Carcinus maenas, Pachygrapsus marmoratus, Gebia littoralis and Leander adspersus (11 species) were subjected to experiments with the purpose of elucidating the degree of their homoiosmoticity and capacity for osmoregulation. Fig. 4 refers to Pachygrapsus marmoratus and indicates the well-marked osmoregulative capacities. After being kept in the water of 10 and 35°/₀₀, the crab showed a return to the original concentration of its body-fluid (Figs 6 and 7). As regards other invertebrates the author failed to detect the above capacity. Curve I of fig. 7 shows results obtained after 9 hours and curve II after 13 days. Homoiosmotic capacities in Carcinus maenas (Fig. 8) are less developed than in Pachygrapsus marmoratus, the latter, however, being also seen to pass into a state of hypotony with an increase of salinity in its medium. Gebia littoralis (Fig. 9), showing a course of the curve similar in its left part to that of Carcinus, is found to exhibit isotony with raised concentrations.

The following group of organisms displays characteristic peculiarities during the changes of their internal salinity. Thus Leander adspersus (Fig. 10) shows its osmoregulative capacities to a lesser extent than the three preceding forms, and with a rise of S°/₀₀ above 30°/₀₀ passes into a state of growing hypertony. Nereis diversicolor is seen to produce a picture very near to that given by Leander. In examining that process (Fig. 12), it may be noticed that only during the first 12 hours there occurs an abrupt jump of salinity toward a change of the latter in the external medium and a strong jump (30—50°/₀₀) to the opposite side. Further on the salinity of the internal medium follows a more or less inalterable course. N. cultrifera (Fig. 13) shows also a likeness with the two first forms, its osmoregulative capacities being only considerably lower than theirs. Moreover in N. cultrifera the first phase of changes (Fig. 14), i. e. the upward and downward jump, proceeds much more slowly (for about 2 days) than in N. diversicolor. Besides, the degree of hypertony in N. cultrifera is higher.

Finally, in the third group of organisms in the presence of hypertony in the water of less than 20—25°/₀₀ of salinity, that hypertony remains more or less at the same level. With an increase of saline concentration of water very dissimilar results may be observed among those forms in different series (Fig. 15). In some cases hypertony may be observed to

set in, in others isotony or hypotony. With the exception of Arenicola grubei the same correlation exists also in Syndesmya ovata (Fig. 16). The course of the change of internal salinity in time among S. ovata is shown on Fig. 18. The first phase of instability lasts in this case about 3 days. The molluscs Pecten ponticus and Ostrea taurica (Fig. 19) are very close to the state of constant isotony. Fig. 20 gives a schematic representation of principal types of the interrelation between the internal and external salinity in diverse Black Sea invertebrates.

With very few expections all the forms considered posses osmoregulative properties to a definite degree and are found to be most homoismotic within the limits usual to them under normal conditions of salinity fluctuations. The more euryhalinic the organism the wider range of salinity is covered by its osmoregulative activity which maintains the salinity of the internal medium at the same level. In Pachygrapsus marmoratus this takes place when the water salinity is from 8 to 30°/₀₀, in Nereis diversicolor, when it is from 8 to 23°/₀₀, and in case of N. cultrifera when it is only from 14 to 20°/₀₀ Beyond those limits the Black Sea animals show a transition to isotony. The author is unable to find any sufficient explanation for a transition to hypertony which occured in many forms with an increase of saline concentration of the medium.

In conclusion the author points to Fig. 21 on which the salinity of water is plotted on the abscissa in the order of its decrease from the Mediterranean water to fresh water through that of the Black and Azof Seas. The normal degree of hypertony characteristic of the corresponding fauna appears on the ordinates. The sigmoid curve (Fig. 21, I) is drawn through four points, the median $\triangle^{\circ}$ being for the Mediterraneau, Black Sea, Azof and fresh-water fauna. Another curve (II) plotted on the same figure corresponds to the decrease of concentration of the body fluid in invertebrates of the same faunas in absolute values. Curve III shows a decrease of the number of animals with a diminution of salinity when passing over from the North Sea into the middle of the Baltic.

On the ground of his observations the author comes to the conclusion that a number of invertebrates of the Black Sea fauna possess osmoregulative capacities to a degree high enough for making it possible to transfer them into the Caspian Sea.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 6

О НЕКОТОРЫХ НОВЫХ МЕТОДАХ В ИЗУЧЕНИИ ПИТАНИЯ ВОДНЫХ ОРГАНИЗМОВ

II. МЕТОДЫ ПОЛУЧЕНИЯ БАКТЕРИОЛОГИЧЕСКИ ЧИСТЫХ CLADOCERA, OSTRACODA, COPEPODA и ROTATORIA

Н. С. Гаевская

(Из кафедры гидробиологии Московского института рыбной промышленности)

ВВЕДЕНИЕ

Решение крупнейших вопросов трофологии—о роли растворенных в воде органических веществ и о роли бактерий в питании водных животных—стоит в прямой зависимости от наличия методов бактериологической стерилизации животных организмов, т. е. от создания феномена, в природе не существующего.

Весьма многочисленные в экспериментальной гидробиологии попытки решить названные вопросы косвенным путем, оперируя при этом с нечистыми бактериологически организмами, не дали и не могли дать бесспорных ответов. Вспомним хотя бы огромную литературу, порожденную гипотезой Пюттера, полную противоречивых фактов и выводов.

Той же методики требует для своего разрешения и ряд задач, выходящих уже за пределы трофологии; среди них в первую очередь можно назвать проблему общебиологического значения: о возможности существования животного организма в абсолютно стерильном состоянии.

Точно так же экспериментальное изучение роли отдельных абиотических фактов может быть поставлено на твердую почву только при условии, если основные биотические факты, и прежде всего питание, будут подчинены действительному контролю. Это же осуществимо только при возможности располагать в соответственных случаях бактериологически стерильными организмами.

Несомненно, что и точность некоторых чисто физиологических исследований должна возрасти с введением в практику этих исследований стерильного материала.

В ботанических науках давно уже осознано значение чистых культур для разрешения биологических и физиологических вопросов, соответственные методы хорошо разработаны и широко вошли в лабораторную практику.

Наоборот, в отношении животных организмов методы стерилизации разработаны еще очень слабо, хотя соответственные попытки делались уже давно. Это в значительной мере стоит в связи с теми трудностями, которые представляет в отношении стерилизации животный организм. По той же причине как самые первые, так и последующие усилия получить стерильных животных были до недавнего времени сосредоточены исключительно на Protozoa с их малыми поверхностями и отсутствием у них кишечника. И только в самые последние годы стали делаться первые попытки получить стерильные Metozoa.

Для стерилизации Protozoa были испробованы различные приемы: электрический ток (Amster, 1922), лучи Рентгена (Taylor Thomas и Brown, 1933), химическая обработка цист (Luck и Sheets, 1931), выращивание на мертвых бактериях (Oeler, 1919—1924), но вполне надежные результаты были получены только при помощи механического отмывания, путем проведения простейших через ряд последовательных ванн со стерильной средой.

Такой метод был впервые предложен Hargitt и Fray в 1917 г. для стерилизации Paramaecium caudatum и P. aurelia. Опыты этих авторов являются вместе с тем и первой по времени попыткой получения бактериологически стерильных Ciliata. Сущность метода заключается в переносе отдельных особей при помощи стерильных пипеток через пять последовательных ванн со стерильной водопроводной водой. Вода помещалась в стекла с углублением, которые заключались в чашки Петри.

В последующем методика Hargitt и Fray подверглась изменениям и улучшениям со стороны ряда авторов. Наиболее существенные изменения и усовершенствования были введены A. Parpart (1928). Этот исследователь увеличил количество ванн до девяти, ввел после пятой ванны пятичасовой интервал для освобождения животного от заглоченных им спор бактерий, заменил воду специального состава питательной жидкостью и сконструировал специальный колпак, под которым производится перенос животных. Методика Parpart нашла широкое применение в соответственных протистологических исследованиях как единственно надежная. Наличие этой методики привело к осуществлению ряда исследований по питанию Ciliata, среди которых заслуживает прежде всего быть упомянутой превосходная работа A. Phels (1934), с полной убедительностью показавшего невозможность существования Paramaecium на растворенных органических веществах.

Дальнейшим шагом вперед в деле разработки методов стерилизации Ciliata являются работы A. Hetherington (1933, 1934a, 1934b, 1934c). Этот автор очень правильно фиксировал внимание на том обстоятельстве, что при стерилизации Ciliata приходится считаться как с бактериями, относительно легко отторгаемыми,—наиболее, повидимому, обычными в наших культурах,—так и с бактериями, плотно пристающими, встречающимися, правда, в культуре более редко. Методика Parpart является вполне эффективной при необходимости освободиться от бактерий первого рода, но она не всегда достигает цели, если приходится иметь дело с сильно прилипающими бактериями. Этому требованию и удовлетворяет метод, предложенный Hetherington, основанный на сочетании отмывания Ciliata и их активной миграции через стерильную среду. Вместе с тем метод Hetherington допускает одновременную стерилизацию большого количества особей и является в отношении аппаратуры более простым, чем метод Parpart.

Однако Hetherington ограничивает применимость как предшествующих методов, так и своего метода только относительно мелкими видами Ciliata и высказывает пессимистическое утверждение, что такие крупные формы, как Stentor или Bursaria, вообще не могут быть освобождены от бактерий.

В итоге усилий, обнимающих более чем двадцатилетний период, ассортимент видов простейших, полученных в достоверно чистом виде, оказывается очень небольшим и едва ли достигает десятка форм, при этом некрупных, не превышающих по размерам парамеций.

Еще более скромно обстоит дело со стерилизацией Metazoa. До настоящего времени, насколько нам известно, в достоверно сте-

рильном виде удалось получить только молодых Cladocera в возрасте всего нескольких часов, а также яйца некоторых Diptera, из которых были выведены затем стерильные личинки. Впервые в 1931 г. Stuart, Pherson и Cooper получили бактериологически стерильную молодь Moina macrocopa в возрасте 8—10 часов. Предложенный этими авторами метод подобен методу Parpart для простейших и состоит в переносе молодых Cladocera через ряд последовательных ванн со стерильной прудовой водой. В соответствии с бóльшими размерами животных Stuart применил большее число ванн, больший их объем и более длительные сроки пребывания животных в ваннах [1]. Метод Stuart был с успехом затем применен для получения стерильной молоди Daphnia magna (Gellis и Clarke, 1935).

В 1930 г. Е. Н. Hinman получила бактериологически чистые яйца Culicidae, применив для этого слабые растворы гипохлорида кальция (по этому методу были затем получены свободные от бактерий яйца Anopheles maculipennis, П. И. Рахмановой, 1937).

Имеется ряд работ по питанию водных беспозвоночных, выполненных на так называемых «практически чистых животных», т. е. в значительной мере, но не полностью освобожденных от бактерий перед началом опытов. Из новейших таких работ укажем, например, исследование Fuller J. L. и Clarke G. L. (1936). Нет надобности пространно доказывать, что полученные на таком материале данные и выводы всегда оставляют место для сомнений, требуют повторных иследований и т. д. Stuart (1931) с убедительностью показал, какую путаницу может внести в опыт то первоначально ничтожное количество бактерий, которое попадает в него вместе с такими «практически чистыми» животными.

Таким образом недостаточность методов для получения бактериологически чистых водных животных тормозит развитие некоторых сторон трофологии и задерживает их на низком уровне неточных исследований.

Сознание необходимости оперировать с бактериологически чистыми Entomostraca и Rotatoria при экспериментальном изучении их пищевых потребностей побудило меня, когда я приступила к этим исследованиям, заняться разработкой методов стерилизации Cladocera, Ostracoda, Copepoda и Rotatoria.

При производстве опытов постоянную помощь мне оказывали мои помощники О. А. Бирзенек и З. И. Сенилова. Я радуюсь возможности выразить им здесь мою сердечную благодарность.

СТЕРИЛИЗАЦИЯ CLADOCERA, OSTRACODA, COPEPODA и ROTATORIA

Вполне понятно, что не может быть общего, единого для всех указанных групп организмов приема стерилизации, точно так же как его может не быть и для различных возрастов одного и того же вида животных. Приходится разрабатывать несколько основных методов и применять их, кроме того, в различных вариантах и комбинациях.

При решении задачи освобождения организма от бактерий, кроме тех трудностей, которые возникают перед экспериментатором благодаря сложному рельефу поверхности тела, наличию придатков, наличию полостей, сообщающихся с наружной средой, и т. п., имеются затруднения еще со стороны свойств самих бактерий, на что указывал уже A. Hetherington (1934).

[1] В работе Stuart и др. упоминается о получении Stuart и Gorham в 1925 г. стерильных личинок москитов путем их отмывания. Однако в библиографии эта работа не приводится, повидимому, она осталась неопубликованной, что не дает возможности судить о полученных результатах.

Разнообразие видов бактерий, которыми может быть заражен водный организм, весьма велико, а вместе с тем различна и степень трудности, с какой бактерии отторгаются от поверхности организма, а также их сопротивляемость химическим и другим агентам. Экспериментатор всегда рискует натолкнуться на такую популяцию, по отношению к которой метод стерилизации, давший ранее на других популяциях прекрасный результат, может оказаться недействительным.

Испытывая в ходе своей работы эти затруднения, я стремилась преодолеть их путем подбора таких приемов стерилизации, которые допускали бы в случае надобности без вреда для организма дальнейшее увеличение той дозы стерилизующего агента, которая в обычных случаях дает уже положительный эффект, т. е. чтобы действующий агент имел как бы «запасный фонд» стерилизующего действия.

В основе нашей методики бактериологической стерилизации Entomostraca и Rotatoria лежит, во-первых, механическое отмывание и, во-вторых, действие химическим агентом.

Как уже упоминалось во введении, Struart и его сотрудники первые с успехом применили отмывание для получения бактериологически чистых Moina macrocopa возрастом 8—12 часов, т. е. размером около 1 мм. Метод Stuart, подобно методу Parpart, для Ciliata сводится к последовательному проведению опытных животных через ряд сосудов со стерильной водой. Животные подвергаются 15-кратной пересадке в колбочки со 150 см^3 стерильной воды. В каждую колбочку помещается не более трех животных; в каждой ванне животные содержатся по часу. Кроме того, предварительно вся порция подопытных животных проводится через 4 ванны по 500 см^3 каждая; в каждой ванне животные остаются по 15 минут. Это метод дает очень хорошие результаты, а именно количество получаемых стерильных животных составляет 80—90%.

Однако метод Stuart чрезвычайно громоздок и трудоемок. Например, чтобы получить 30 стерильных маленьких Cladocera, нужно заготовить не менее 200 колб со стерильной средой и несколько сот стерильных пипеток для переноса животных; самая процедура отмывания длится не менее 15 часов.

Вследствие этого метод Stuart становится практически неосуществимым, если его пытаться применить, как мы это пробовали сделать, к Cladocera более поздних возрастов. Для отмывания Cladocera в возрасте 3—5 дней уже оказывается недостаточно 15 ванн и приходится увеличивать число их до 25 и даже более.

Не говоря уже о том, что это требует колоссальных количеств стерильной посуды, самая процедура отмывания затягивается более чем на сутки, что влечет за собой ослабление, а иногда и гибель животных. Между тем даже и при таком большом числе ванн результат получается очень скромным, и количество полученных в стерильном виде животных не превышало в наших опытах 20%, а в ряде случаев не удавалось этим путем получить ни одной стерильной особи (Daphnia magna, D. pulex). Таким образом, применение метода Stuart в отношении Cladocera ограничено очень ранним возрастом.

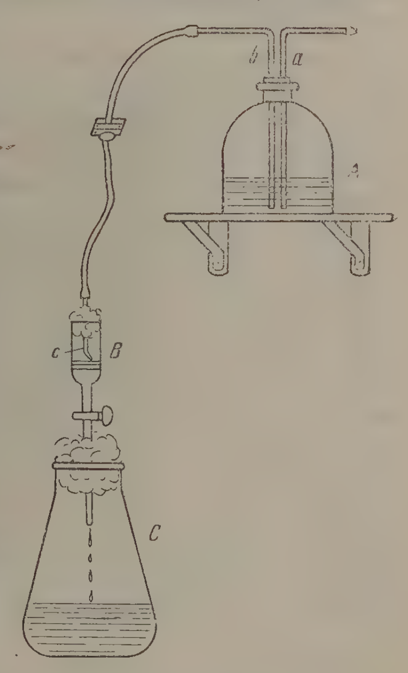
Нуждаясь в бактериологически стерильных Cladocera разных возрастов и, кроме того, не имея возможности получать стерильных молодых Cladocera столь громоздким и трудоемким методом, я занялась изысканием и разработкой более экономных и удобных методов бактериологической стерилизации сначала Cladocera, а затем и других водных беспозвоночных.

Я работала в двух направлениях: подбора такого химического агента, который убивал бы водных бактерий и был бы безвреден для

животного, и конструирования промывного аппарата, который заменил бы трудоемкую и громоздкую методику последовательных ванн. Первая задача была, конечно, труднее второй.

СТЕРИЛИЗАЦИЯ ХИМИЧЕСКИМ АГЕНТОМ

После длительных поисков и опытов с различными бактерицидными и фунгицидными средствами (соединениями серебра, различными красками — Orange G, Brilliante-Grün, Methylen-blau и другими, лизоцимами, некоторыми патентованными средствами и т. д.) мне удалось в 1935 г. подобрать вещество, которое в большой мере удовлетворяло нашим основным требованиям. Это вещество действует убивающе, если не на всех без исключения, то во всяком случае на большинство водных бактерий и в тех же дозах хорошо выносится многими водными организмами, в том числе Cladocera, Ostracoda, Copepoda и Rotatoria. Некоторыми видами это вещество выносится настолько хорошо, что в случае надобности, например, при наличии особенно стойких бактерий, есть возможность увеличивать его дозировку против той, которая обычно применялась нами для стерилизации данного вида организмов.



Таким веществом оказался антисептический препарат риванол.

Работа с этим препаратом очень проста и удобна и, что особенно существенно, я решительно ни в чем не могла обнаружить влияния риванола на самих животных при последующем их культивировании и при опытах с ними.

Способы применения риванола для наших целей будут даны при описании стерилизации отдельных групп организмов; здесь же укажем только, что в качестве исходного мы применяли 0,1% раствор риванола, каждый раз свежеприготовленный.

АППАРАТ ДЛЯ ОТМЫВАНИЯ ЖИВОТНЫХ ОТ БАКТЕРИЙ

Схема этого простого прибора дана на рис. 1. *A* — сосуд с жидкостью для промывания, *B* — воронка с фильтром, в которую помещаются животные для отмывания, *C* — сосуд, в который сливается отработанная жидкость. Сквозь каучуковую пробку в сосуд *A* вставлена трубка *a*, через которую входит в сосуд воздух (внешний конец ее заткнут ватой) и сифон *b*. Обе трубки доходят до дна сосуда *A*. Фильтр *B* заткнут корковой пробкой, обложенной снаружи толстым слоем ваты; сквозь эту трубку пропущена стеклянная трубочка *c* с оттянутым кончиком, в нужных случаях еще отогнутым в сторону. Трубочка соединена резиновой трубкой с сифоном *b*. Нижний конец фильтра *B* пропущен через корковую пробку, обложенную ватой и закрывающую приемную колбу *C*.

Весь прибор, как видно из его описания, может быть собран из обычной лабораторной посуды, за исключением некоторых сортов фильтров, которые требуют специального изготовления. Для таких

мелких форм, как коловратки, новорожденные Cladocera, науплиусы и т. д., мы употребляли обычные фильтры Шотта разных номеров. В тех случаях, когда отмывание комбинируется с кормлением животных мелкой взвесью с целью освобождения кишечника от бактерий, фильтрация жидкости производится при пониженном давлении в приемной колбе *C*. Для организмов более крупных, отмывание которых мы всегда комбинируем с обильным кормлением их стерильной пищей, фильтры Шотта непригодны, так как они быстро забиваются и бактерии на них задерживаются; мы заменили их специально для нашей цели изготовленными фильтрами, а именно: для организмов крупнее 2,0 мм применяли стеклянные воронки той же формы, что и шоттовские, но в них вместо пористой стеклянной пластинки впаивалась стеклянная пластинка с 20—30 крупными отверстиями. до 0,5 мм в диаметре. Для более мелких организмов вместо этой пластинки впаивается металлическое сито с ячеей соответственной величины.

Стеклодув А. Н. Толмачев, изготовлявший для меня эти фильтры, впаивает сито следующим образом: он разогревает узкий поясок на стенке воронки, быстро вставляет внутрь воронки кружок из сита так, чтобы концы нитей вошли и впаялись в размягченное стекло. Можно, наконец, для мелких животных пользоваться просто отрезком широкой стеклянной трубки, нижний конец которого затянут мельничным шелковым газом. Такой сосудик вкладывается в воронку со стеклянным ситом.

Для стерилизации и последующей сборки наиболее удобно прибор подготовлять следующим образом[1].

Сосуд *A* с жидкостью для промывания и сосуд *C* затыкаются ватными пробками. Верхний и нижний концы фильтра *B* (последний пропущен через корковую пробку, обложенную ватой) затыкаются ватными пробками; кран фильтра вынимается и завертывается отдельно в бумагу, соответственное отверстие в трубке фильтра затыкается ватой; фильтр вместе с пробкой завертывается в бумагу. Вся остальная часть прибора: трубки *a* и *b*, пропущенные через пробку от сосуда *A*, трубка *c*, соединенная резиновой трубкой с *b* и пропущенная через пробку от фильтра *B*, стерилизуются в одном бумажном пакете. Предварительно верхний и нижний концы трубки *a* и нижний конец трубки *b* затыкаются ватой; нижний конец трубки *c* обертывается ватой, и эта трубочка вместе с пробкой от фильтра *B* отдельно завертывается в бумагу.

Сборку прибора после стерилизации его в автоклаве удобнее всего производить в следующем порядке. Первым вставляется фильтр *B* в сосуд *C*. Кран от фильтра вынимается из бумаги, смазывается стерильным вазелином и вставляется в гнездо. Затем в сосуд *A* вставляются трубки *a* и *b*. В фильтр *B* вставляется пробка с трубочкой *c*. При сборке прибора соблюдаются, конечно, все предосторожности, обычные при микробиологических работах (быстрота манипуляций, фламбирование и т. п.). Прибор укрепляется на штативе; на резиновую трубку надевается зажим. Воздух вдувается через трубку *a* в сосуд *A*, жидкость начинает поступать через сифон на фильтр. Закрываются зажим и кран у фильтра, пробка у фильтра быстро приоткрывается и подопытные животные вносятся на фильтр для отмывания.

Для отмывания животных употреблялась в зависимости от объектов или водопроводная, или прудовая вода, или — чаще всего для Cladocera, склонных к всплыванию и прилипанию к пленке поверхностного натяжения — водопроводная вода плюс дестиллированная вода в отношении 1:1.

При стерилизации некоторых форм мы комбинируем механическое отмывание с приемами, направленными к инактивации бактерий и к освобождению кишечника животного от бактерий. Для первой цели мы применяем метиленовую синьку, добавляя 1 см^3 0,5% раствора ее на каждый литр промывной жидкости. С этой же целью в некоторых случаях отмывание ведется водой, охлажденной до 5-6°.

Для освобождения кишечника от бактерий мы применяем следующий простой, но оказавшийся весьма эффективным прием. В промывную воду, до стерилизации ее, вносится несколько граммов сушеной элодеи, растертой в мелкую пыль, которая, конечно,

---

[1] Мы считаем нужным дать подробное описание подготовки прибора для стерилизации, исходя из тех соображений, что прибор предназначается для гидробиологов, не имеющих, как правило, специальной микробиологической подготовки.

осаждается затем на дне сосуда. Как уже упоминалось при описании прибора, трубка, через которую входит в сосуд воздух, замещающий выливающуюся воду, должна быть опущена до дна. Пузырьки воздуха, выходящие из нижнего конца трубки, слегка взмучивают легкий осадок элодеи, и эта взвесь беспрерывно, но в небольшом числе, чтобы не забить фильтра и не облепить животных, подается с водой на фильтр. Седиментаторы и фильтраторы непрерывно во время мытья поглощают эту взвесь, она быстро заменяет собой прежнее содержимое кишечника и, постоянно сменяясь в кишечнике, увлекает затем с собой и те бактерии, которые удержались еще, пристав к стенкам кишечника.

Количество воды, потребной для отмывания, скорость, с какой нужно вести отмывание, и некоторые другие стороны практического применения описываемых здесь методов меняются в зависимости от того, с каким объектом приходится иметь дело. Поэтому об этих моментах методики будет говориться при описании приемов стерилизации отдельных видов организмов.

Материал для наших опытов брался из водоемов, расположенных на территории Петровского-Разумовского (Москва). Эти водоемы являются β-мезо-сапробными, за исключением небольшого Утиного пруда, обильно заселенного Daphnia magna и D. pulex, стоящего ближе к категории α-мезо-сапробных вод. Брались животные также и из аквариальных культур.

Бактериологический контроль осуществлялся посевами животных на мясо-пептонный агар и на бульон. Посевы выдерживались 10 дней при температуре 21,5°. Кроме того, производился также просмотр животных и непосредственно под микроскопом. Что касается строго анаэробных бактерий, то Stuart, Pherson и Cooper показали, что при достаточном отмывании эти бактерии очень редки на Cladocera. Мы применили в целом ряде опытов те же способы контроля на анаэробы, что и названные авторы, и не обнаружили анаэробов на простерилизованных по нашим методам Entomostraca и Rotatoria. Это, конечно, весьма упростило бактериологический контроль в наших опытах.

СТЕРИЛИЗАЦИЯ CLADOCERA (DAPHNIA MAGNA, D. PULEX, MOINA RECTIROSTRIS, SIMOCEPHALUS VETULUS, BOSMINA LONGIROSTRIS)

1. Стерилизация новорожденных Cladocera

Мы можем предложить три простых метода для стерилизации новорожденных Cladocera. Эти методы дают практически 100% стерильных животных.

В основу их положены следующие наблюдения. Яйца и эмбрионы, вынутые из выводковой камеры матери и оставленные в нестерильных условиях, нередко, и при этом довольно быстро, поражаются бактериями и грибами. То же наблюдали мы, и даже чаще и быстрее, и с яйцами и эмбрионами оставшихся в камере у умерших или умерщвленных самок. Как известно, выводковая камера Cladocera (за исключением Leptodoridae и некоторых Polyphemidae) свободно сообщается с наружной средой, и у Daphnia magna и D. pulex из сильно загрязненного Утиного пруда мы постоянно находили в их выводковой камере коловраток, а также планарий, заползавших туда, чтобы питаться яйцами этих Cladocera. Тем не менее нам никогда не приходилось наблюдать, чтобы яйца и эмбрионы в выводковой камере живых Cladocera оказались инфицированными.

То же относится и к эффипиумам: вынутые из эффипиума яйца нередко поражаются главным образом грибами, между тем как

инфицирование яиц, лежащих в эффипиуме, который тоже не представляет собой герметически закрытого образования, наблюдается очень редко и, по мнению З. С. Бронштейна, случается только с анормальными яйцами.

Далее, мы выдавливали из камеры бактериологически нечистых самок яйца и эмбрионы, быстро производя эту операцию в нескольких каплях стерильной воды в слегка приоткрытой стерильной чашке Петри, при этом стараясь в особенности избегать нажима на кишечник самки. Выдавленные яйца и эмбрионы сеялись на агар и бульон. В ряде случаев часть их оказывалась бактериологически стерильными. Даже если этот опыт производить еще более грубо и выдавливать яйца в нестерильную водопроводную воду и без всяких предосторожностей, то все же небольшой процент яиц оказывался в некоторых опытах стерильным.

Мы сделали отсюда вывод, что в выводковой камере и эффипиуме, несмотря на то, что они сообщаются с внешней средой, яйца пребывают в бактериологически стерильном виде. Мы полагаем, что само яйцо, эмбрион и детеныш или же клетки соответственного участка тела матери, или же те и другие выделяют в выводковую камеру бактерицидные вещества, быть может, типа лизоцимов, предохраняющие яйца и молодь от заражения и обеспечивающие виду нормальную рождаемость.

Раскрытие этого момента очень облегчило задачу получения стерильной молоди Cladocera. Она свелась теперь к тому, чтобы обеспечить этой молоди в момент ее выхода из камеры вполне стерильные внешние условия или же во всяком случае к тому, чтобы свести инфицирование при выходе до минимума.

Переходим к описанию этих методов.

Первый метод. Самки Cladocera, имеющие в выводковой камере уже вполне сформировавшихся детей, подвергаются отмыванию в нашем аппарате. При этом нет надобности стремиться к полной стерилизации самок, а нужно только, во-первых, освободить их кишечник от нестерильной пищи и заменить ее стерильной элодеей и, во-вторых, смыть с поверхности тела большую часть легко отторгающихся бактерий. Поэтому на животных выливается относительно небольшое количество воды и отмывание ведется быстрым темпом.

Так, на 20 — 25 помещенных на фильтр самок Daphnia magna и D. pulex, которые в зависимости от состояния популяции давали нам от нескольких десятков до нескольких сот молодых особей, мы выливали в течение 1—1½ часов около 3 л воды плюс метиленовая синька плюс элодея.

После мытья самки помещались по 1—3 особи в пробирки со стерильной водой. Если самки были отобраны правильно, обычно уже в течение первого часа после отмывания они начинали рождать детей. По мере появления на свет дети пересаживались стерильными пипетками в колбочку со стерильной прудовой водой. В случае, если рождение детей задерживается или же если вообще требуется ускорить ход опыта, применяется следующий прием. После отмывания все самки переносятся в одну колбочку. Оттуда они берутся по одной с несколькими каплями воды в стерильную чашку Петри. Крышка чашки немного приподнимается, и стерильной иглой нажимают осторожно на выводковую камеру дафнии; зрелые дети очень легко выходят из камеры и начинают оживленно двигаться в воде. Колбочка с собранными от всех самок детьми опоражнивается на фильтр промывного аппарата и животные промываются 1—1,5 л прудовой воды (без синьки и элодеи). Новорожденные Cladocera превосходно выносят процедуру отмывания.

Второй метод. В этом методе мы сочетали отмывание со стерилизацией риванолом: самки отмывались так же, как и в первом методе, молодь же стерилизовалась риванолом. После ряда опытов мы выработали следующий прием: в качестве исходного берется 0,1% раствор риванола, обязательно каждый раз перед самым употреблением свежеприготовленный на стерильной воде. Животные помещаются в колбочки с 60 см³ стерильной прудовой воды, до 30 особей в каждую колбочку. В колбочки добавляется по 0,24 см³ исходного раствора. Через час животные пересаживаются в новые колбочки с 60 см³, куда добавляется 0,48 см³ исходного раствора, и еще через час пересаживаются третий раз с добавлением в воду 0,72 см³ исходного раствора и оставляются опять на час.

Весь опыт следует обязательно содержать при температуре не выше 8° и избегать при самой пересадке резкого повышения температуры. Естественно, что все процедуры производятся с соблюдением всех предосторожностей, обычных в микробиологической практике.

После описанной трехкратной пересадки животные в наших многочисленных опытах, как правило, оказывались полностью стерильными.

Молодь Cladocera очень хорошо переносит трехчасовое пребывание в растворах риванола, и поэтому в случае, если экспериментатор вынужден оперировать с популяцией, зараженной особо упорными бактериями, молодь может быть пересажена еще в четвертый раствор риванола и даже, если дети взяты от сильных самок, то и в пятый. В особенности это относится к D. pulex, по отношению к которой мы применяли в соответственных случаях и более крепкие растворы риванола, а именно, в первую колбочку добавлялось 0,48 см³; во вторую 0,72 см³, в третью 0,72 см³.

Третий метод. В этом методе применяется только риванол.

Нами были проведены опыты с воздействием различных концентраций риванола на яйца и эмбрионы Cladocera. Опыты эти показали, что в пределах тех слабых концентраций, с которыми мы оперируем при стерилизации Cladocera, риванол не проникает через эмбриональные оболочки и нормального развития зародыша не нарушает. Эти наблюдения, а также то обстоятельство, что яйца Cladocera, как известно, способны развиваться и вне зародышевой камеры и, следовательно, и в камере умершей матери, и были использованы мной для получения стерильной молоди Cladocera. Применяя более крепкие, чем обычно, растворы риванола, с более длительным содержанием в них, я доводила самок дафний до гибели, но это гарантировало мне их полную стерилизацию. Через соответственный промежуток времени из выводковых камер мертвых матерей выходили бактериологически чистые живые дети. Для достижения этой цели я выработала для D. magna и D. pulex следующие приемы. Самки с эмбрионами, еще не покинувшими оболочек, ополаскивались несколько раз стерильной водой и помещались по 15—20 особей, в зависимости от размеров их, в колбочки со стерильной водой. На каждые 60 см³ воды добавлялось 0,12 см³ 0,1% раствора риванола; животные оставлялись в колбочках на 24 часа, после чего пересаживались в новые колбочки, в которые добавлялось на то же количество воды 0,48 см³ раствора риванола; через 2 часа животные снова пересаживались с добавлением к воде 0,72 см³ раствора риванола и еще через два часа пересадка повторялась с добавлением 1 см³ раствора риванола. В четвертой ванне часть дафний, особенно если это были D. magna, начинала обычно слабеть а иногда и умирать. Мертвых и оставшихся в живых животных мы переносили в последнюю пятую ванну с 1 см³ раствора риванола

В этой ванне обычно в течение $1^1/_2$—2 часов все животные погибали. Их дважды проводили через стерильную воду, чтобы избавиться от риванола, и затем помещали в колбочки со стерильной прудовой водой до момента появления на свет детей. Только в небольшом числе случаев дети не выходили из камеры по той причине, что камера оказывалась плотно закрытой постабдоменом. В большинстве же случаев дети выходили свободно, так как постабдомен при смерти самки далеко отбрасывается вперед.

Как это видно из изложенного выше, вся аппаратура в этом методе сводится к некоторому количеству колбочек со стерильной водой и стерильных пипеток. Так как те и другие можно получить в стерильном виде трехкратной обработкой текучим паром, то метод этот удобен в тех случаях, когда не имеется возможности воспользоваться автоклавом, термостатом и аппаратом для отмывания, что может иметь место, например, в условиях экспедиционной работы.

2. Стерилизация взрослых Cladocera

Из всех испытанных нами видов Cladocera поддавались стерилизации наиболее легко Bosmina.

Стерилизация отмыванием. Bosmina, как известно, легко прилипают к поверхностной пленке воды; ввиду этого при промывании приходится на всякий случай брать избыточное количество животных. Мы помещали на фильтр, без ущерба для эффективности промывания, до 200 особей. Опыты показали, что наиболее рациональным является отмывание тремя литрами воды в течение $2^1/_2$ часов (водопроводная или прудовая вода плюс дестиллированная вода 1:1 плюс элодея, при температуре 6—8°). При этом процент получаемых стерильных животных не спускался ниже 50, а нередко он бывал и выше и доходил до 90—100. Дальнейшее увеличение объема воды или длительности отмывания не повышает уже сколько-либо существенно процент стерильных особей. То же, как увидим ниже, относится и к другим организмам, только, конечно, для каждой группы организмов будет свой, наиболее рациональный объем воды. Таким образом, некоторые виды бактерий, отличающихся особой липкостью, раз они оказались на животных, не удается отторгнуть струей воды по крайней мере в пределах тех объемов воды и той силы струи, которые не истощают еще животных.

Стерилизация отмыванием и риванолом. Этот комбинированный прием давал очень хорошие и устойчивые результаты. После многочисленных проб мы выработали следующую рецептуру. Отмытые 2—3 л стерильной воды плюс элодея Bosmina помещались в колбочки с 60 см³ прудовой воды плюс 0,12 см³ 0,1% раствора риванола на ночь (часов на 15—18) до 80 особей в каждую колбочку. На следующий день животные последовательно проводились через три колбы с 60 см³ воды, причем в первую добавлялось 0,48 см³, во вторую 0,72 см³ и в третью 1 см³ 0,1% раствора риванола (свежеприготовленного). В каждой ванне животные содержались по часу. Температура ванн поддерживалась на уровне 6—7°. Этот метод обеспечивает обычно полную стерилизацию всех взятых животных и только в немногих опытах на одну-полторы сотни особей оказывалось несколько штук нестерильных. В случае надобности можно увеличить количество ванн с риванолом, так как Bosmina, если взята крепкая популяция, выносят очень хорошо четыре-пять, даже иногда семь таких ванн с риванолом.

Стерилизация риванолом. Bosmina проводились через ванны с риванолом по той же рецептуре, которая дана в предыдущем

методе, только количество ванн, в зависимости от самочувствия животных, увеличивалось до 5—7. Количество стерильных особей при этом методе держалось около 50% и только редко поднималось до 65—80%, т. е. было значительно ниже, чем в предыдущем методе. Мы относим это ухудшение за счет главным образом задержки бактерий в кишечнике. Добавление в колбочки стерильной пищи не улучшало дела: на этом питательном субстрате бактерии интенсивно развивались и полностью подавить их развитие теми дозами риванола, которые были витальны для Bosmina, не удавалось. Это еще раз показывает положительную роль одновременного кормления и отмывания в текучей воде.

ОПЫТЫ С DAPHNIA MAGNA и D. PULEX

Стерилизация отмыванием. На фильтр мы помещали до 10—25 особей, в зависимости от размера их. Промывание производилось не более чем 5 л стерильной водопроводной или прудовой воды плюс метиленовая синька плюс элодея при температуре 6—7°. Дальнейшее увеличение количества воды явно утомляло животных, и только очень сильные особи хорошо выносили отмывание бо́льшим количеством — в некоторых случаях до 10 л воды. Нужно сказать, что взрослые дафнии вообще выносят отмывание хуже молодых, а также хуже Bosmina, Copepoda и Rotatoria. Поэтому особенно существенно для успешности стерилизации дафний пользоваться здоровыми, бодрыми животными, при этом без эпибионтов на поверхности тела. Наилучшие результаты давали, как увидим ниже, поздневесенние генерации дафний, взятые прямо из пруда.

В нижеследующей таблице сведены результаты наших опытов с Daphnia magna и D. pulex, причем мы приводим отдельно данные опытов с весенними генерациями, с летне-осенними и с аквариумными культурами.

Таблица 1. Результаты стерилизации Daphnia magna и D. pulex (отмывание 5 л текучей воды с метиленовой синькой и элодеей при температуре 6—7°)

	Количество стерильных животных в опытах в %	Число опытов	Количество животных в опытах		
			общее	стерильных	нестерильных
78 опытов, проведенных с весенними генерациями	100—75	31	437	375	62
	75—50	30	452	293	159
	50—25	14	206	75	131
	25—17	3	60	11	49
Итого...	—	78	1155	754	401
97 опытов, проведенных с летне-осенними генерациями и аквариумными культурами	100—75	25	395	337	58
	75—50	27	402	251	151
	50—25	20	360	140	220
	25—14	15	262	32	230
	0	10	133	0	133
Итого...	—	97	1552	760	792

Из этой таблицы видно, что сильные животные весенних генераций, энергично гонющие конечностями воду, дают вполне удовле-

творительные результаты. Более 4/5 опытов дали свыше 50% стерильных животных, а более чем в 2/3 опытов количество стерильных животных составляло от 75 до 100%. Только в единичных опытах стерильных животных было менее 25% и не было случаев, когда в опыте совсем не получилось бы стерильных животных. Общее количество стерильных дафний составляет значительный процент от всего числа взятых животных, а именно 65,3. Дафнии летне-осенних генераций и из аквариумных культур — более слабые, дали менее устойчивые результаты, и процент стерильных животных от общего числа взятых дафний снижается в этой серии опытов до 48,9.

С т е р и л и з а ц и я о т м ы в а н и е м и р и в а н о л о м. Так же как и в опытах с Bosmina, сочетание отмывания с последующим содержанием в растворах риванола повышало процент стерильных животных и делало этот процент, кроме того, более устойчивым. Дафнии выносят риванол несколько хуже, чем Bosmina, и поэтому мы применили к ним более слабую его концентрацию, но увеличили число ванн. В результате многочисленных опытов мы можем предложить следующую рецептуру стерилизации. После отмывания 3 л стерильной воды плюс метиленовая синька плюс элодея животные помещались по 8—10 штук в колбочки с 60 см³ стерильной прудовой или аквариумной воды. В первую ванну добавлялось 0,12 см³ 0,1% раствора риванола и животные оставлялись в ней до следующего дня при температуре не выше 6—7°. Во вторую ванну добавлялось 0,24 см³, в третью — 0,48 см³, в четвертую и, если животные чувствовали себя хорошо, в пятую и шестую по 0,72 см³. Во второй, четвертой, пятой и шестой ваннах животные оставались по одному часу в каждой. При этом методе процент стерильных животных устойчиво держался около 75—80. В отдельных случаях этот процент был несколько ниже или выше, но ни в одном из наших многочисленных опытов не спускался ниже 50.

Стерилизация риванолом без предварительного кормления и отмывания в текучей воде дает значительно худшие, а главное неустойчивые результаты, что мы и относим, как и в соответственных случаях с Bosmina, за счет задержки пищи и бактерий в кишечнике. Улучшить результаты путем более длительного содержания в растворе риванола или путем увеличения концентрации раствора, как это мы делали с Bosmina и др., далеко не всегда удается, так как D. magna и D. pulex хуже выносят риванол, чем Bosmina.

Методика стерилизации других испытанных нами Cladocera-Moina rectirostris и Simocephalus vetulus по своим размерам, близким к мелким дафниям, ничем существенным не отличается от изложенной выше методики для дафний. Поэтому мы и не останавливаемся отдельно на опытах с этими видами Cladocera.

СТЕРИЛИЗАЦИЯ OSTRACODA

Для опытов служили половозрелые самки и личинки поздних стадий (5—7-я) Heterocypris incongruens, взятые из опытных карповых прудов и из аквариумов.

С т е р и л и з а ц и я о т м ы в а н и е м. Этот метод в отношении Ostracoda является наименее эффективным, что стоит в связи с тем, что животные время от времени, а иногда на значительный срок, закрывают раковинку. Поэтому, хотя Ostracoda выносят без всякого видимого утомления длительное отмывание, количество стерильных животных даже после отмывания их 8—10 л воды плюс метиленовая синька плюс элодея не поднималось выше 30%, в подавляющем же числе опытов оно достигало всего 10—15%.

Стерилизация риванолом. Этот прием дает гораздо лучшие результаты, так как Ostracoda из всех испытанных нами видов животных выносят наибольшие концентрации риванола и, что особенно существенно, наиболее длинный срок пребывания в растворе. Вместе с тем они в течение нескольких суток способны оставаться без пищи. В растворе риванола Ostracoda ведут себя так же, как и в обычных условиях: они то оживленно плавают, то замыкаются в раковинку. Встряхиванием их можно заставить снова двигаться. Учтя все указанные выше моменты, мы выработали следующий прием для стерилизации Heterocypris. Животные ополаскиваются 3–5 раз стерильной водой и рассаживаются по 7—10 штук в колбочки с 60 см³ стерильной прудовой воды плюс тертая элодея плюс 2 см³ 0,1% раствора риванола. Через час они пересаживаются в следующую ванну (без элодеи), в которую добавляется 0,72 см³ того же раствора риванола, и оставляются в ней до следующего дня. В течение следующих суток животные переносятся еще 5—6 раз: в первую и во вторую ванны добавляется по 1 см³, в третью и четвертую по 1,20 см³ и в пятую и шестую — по 1,60 см³ 0,1% раствора риванола на каждые 60 см³ стерильной прудовой или аквариумной воды. Если животные чувствуют себя хорошо, содержание их в растворе риванола можно продлить и дольше; отдельные животные выдерживали содержание в риваноле в течение трех суток. К концу этого срока часть животных погибала, но некоторая часть, иногда бо́льшая, не обнаруживала никаких признаков депрессии.

Этот прием давал нам не менее 60% стерильных Heterocypris, но нередко мы получали их 80—100%.

СТЕРИЛИЗАЦИЯ COPEPODA

Опыты с науплиусами. Стерилизация отмыванием. Этот способ дает очень хорошие результаты На фильтр помещали по нескольку десятков науплиусов; отмывание в течение 2–2½ часов 3—4 л воды плюс элодея при температуре 6—7° давало обычно от 80 до 100% стерильных животных. Мы полагаем, что успешности отмывания содействуют четыре обстоятельства: очень энергичные движения самих животных, быстрое прохождение пищи через их кишечник, относительно несложный (в сравнении, например, с Cladocera) рельеф тела и, наконец, превосходная выносливость по отношению к самой процедуре отмывания.

Стерилизация отмыванием и риванолом. Применялась или та же методика, что и к Bosmina, или же после отмывания науплиусы проводились сразу через четыре-пять одночасных последовательных ванн; в первую добавлялось на 60 см³ воды 0,12 см³ 0,1% раствора риванола, во вторую — 0,24 см³, в третью – 0,48 см³, в четвертую и пятую по 0,72 см³ при температуре 6–7°. Как тот, так и другой способ обеспечивал нам практически полную стерильность взятых животных. Науплиусы, если взята здоровая популяция, хорошо выносят и более крепкие растворы риванола и более длительное пребывание в них, что и может быть использовано в случае наличия особо упорных бактерий.

Стерилизация риванолом. Применение той же рецептуры, что и в предыдущем методе, или с некоторым усилением доз риванола при температуре 5—7° давало также хорошие результаты: количество стерильных животных не спускалось ниже 60% и в ряде случаев доходило до 40—100%.

ОПЫТЫ С КОПЕПОДИТАМИ И ВЗРОСЛЫМИ СТАДИЯМИ COPEPODA

Опыты производились с Cyclops insignis, C. viridis, C. albidus, C. vernalis, C. serrulatus. У перечисленных видов не наблюдается

такого беспрерывного пропускания детрита и другой пищи через кишечник, как это имеет место у Cladocera, и вследствие этого далеко не всегда удается путем добавления к воде тертой элодеи освободить полностью их кишечник от бактерий. В связи с этим стоит и та неустойчивость результатов, которая получалась у нас при стерилизации этих Cyclopidae отмыванием. Отмывание названные виды выносят превосходно. Стремясь добиться высокого и устойчивого процента стерильных животных, мы доводили объем воды при промывании циклопов до 11 л. Животные не обнаруживали при этом никаких видимых признаков утомления. Но и таким путем, как уже было сказано выше, мы не могли добиться устойчивых результатов: в одних опытах процент стерильных животных бывал очень высок, доходя до 80—100, но в целом ряде опытов количество полученных стерильных животных было незначительно.

Стерилизация риванолом. Применение риванола при условии длительного (не менее суток) содержания в нем животных резко улучшало результат. Хорошие результаты давал нам следующий прием. Животные в количестве 25—40 особей отмывались небольшим количеством воды (0,5 — 0,75 л воды) в аппарате, или последовательно переносились несколько раз в стерильную прудовую воду. Затем животные помещались по 10—12 особей в колбочки со стерильной прудовой водой, в которые на каждые 60 см^3 добавлялось 0,48 см^3 0,1% раствора риванола. Животные оставлялись в этом растворе на 18—20 часов при температуре 6—7°. Затем они переводились последовательно еще через пять или шесть ванн, в зависимости от самочувствия животных. В первую и во вторую ванны добавлялось по 0,72 см^3, во вторую и в третью—по 0,96 см^3, в четвертую, пятую и шестую—по 1,20 см^3 0,1% раствора риванола на каждые 60 см^3 прудовой стерильной воды. Животные обычно содержались по одному часу в каждой ванне или же, если состояние животных это допускало, сроки эти несколько удлинялись. Эта методика давала нам не менее 50% стерильных Cyclopidae.

СТЕРИЛИЗАЦИЯ ROTATORIA

Опыты проводились со следующими видами коловраток: Anurea aculeata, A. cochlearis, Brachionus urceolaris, Triarthra longiseta, Polyarthra platyptera, взятыми непосредственно из пруда при ТСХА.

Стерилизация отмыванием. Этот способ является весьма действительным и дает настолько хорошие результаты, что при последующих опытах по питанию коловраток мы обходились только отмыванием без применения риванола.

На фильтр мы помещали до 200 и более коловраток; достаточно было промыть их в аппарате 3—4 л воды плюс очень мелко растертая элодея плюс метиленовая синька при температуре воды 6—8°, чтобы получить не менее 75% стерильных животных. Отмывание следует вести осторожно, направляя струю воды на боковую стенку воронки.

Стерилизация риванолом. Brachionus очень хорошо выносят стерилизацию риванолом, который, таким образом, можно применять в случае надобности в качестве добавочного средства. Животные помещаются на 15—20 часов в колбочки с 60 см^3 стерильной прудовой воды плюс 0,12 см^3 0,1% раствора риванола. Затем жидкость вместе с животными выливается на стерильный фильтр, сливается через кран в воронке и заменяется свежим ресвтвором, приготовленным из расчета 0,24 см^3 0,1% раствора риванола на каж-

дые 60 см^3 воды, а для цветущих популяций берется 0,36 см^3 раствора риванола. Такая смена раствора производится несколько раз в течение 3—4 часов. Затем животные отмываются от раствора риванола стерильной прудовой водой; самая последняя порция воды сливается с фильтра через кран до возможного минимума; животные быстро, соблюдая необходимые предосторожности против заноса бактерий, собираются пипеткой и окончательно переносятся в колбочку со стерильной водой. Anurea, Triarthra и Polyarthra выносят риванол хуже, чем Brachionus и в опытах с ними добавлялось не более 0,12 см^3 раствора риванола. Не исключена, однако, возможность, что могут встретиться популяции, которые окажутся способными выносить и более концентрированные растворы риванола. По крайней мере у Cyclopidae нам приходилось наблюдать довольно значительную разницу в отношении к риванолу у различных популяций одного и того же вида циклопов.

В заключение хотелось бы высказать надежду, что предлагаемые нами методы получения бактериологически стерильных Entomostraca и Rotatoria, разработанные на материале, взятом из пресноводных бассейнов, заселенных обильной и разнообразной бактериальной флорой, окажутся применимыми и к морским планктическим животным. Мы предполагаем даже, что в отношении морских организмов, взятых в отдалении от берегов, эта задача окажется более легкой, чем она была в отношении пресноводного прудового планктона.

ЛИТЕРАТУРА

1. Amster, Zbl. f. Bakt., Bd. 1, H. 89, S. 166–168, 1922.—2. Fuller I. L. and Clarke G. L., Biol. Bull. v. 70, p. 308—320, 1936.—3. Gellis and Clarke L., Physiol. Zoology, v. 8, № 2, p. 127—137, 1935.—4. Hargitt G. F. and Fray W. W., Jour. Exper. Zool., v. 22, p. 424—455, 1917.—5. Hetherington A., Arch. f. Protist., Bd. 80, p. 255, 1933.—6. Hetherington A., Science, v. 79, p. 413, 1934a.—7. Hetherington A., Physiol. Zool, v. 7, 1934 b.—8. Hetherington A., Biol. Bull., v. 67, № 2, 1934 c.—9. Hinmann E. H., Am. Journ. of Hygiene, v. 12, p. 238, 1930.—10. Luck J. M. and Sheets, Arch. f. Protist., Bd. 75, p. 255, 1931.—11. Oehler R., Arch. f. Protist., Bd. 40, S. 16—26, 1919.—12 Oehler R., Ibid., Bd. 41, S. 34—49, 1920.—13. Oehler R., Ibid., Bd. 49, S. 112—134; 1924.—14. Parpart A. K., Biol. Bull, v. 55, p. 113—120, 1928.—15. Phelps A., Arch. f. Protistenk., Bd. 82, S. 134—163, 1934.—16. Рахманова П. И., Медицинская паразитология и паразитарные болезни, т. 6, в. 1, стр. 20—36, 1937.—17. Stuart C. A., Pherson M. and Cooper H. J., Physiol. Zool., v. 4, № 1. 1931.—18. Taylor C. V., Thomas J. O. and Brown M., Physiol. Zool., v. 6, p. 467, 1933.

ON SOME NEW METHODS IN STUDYING THE NUTRITION OF WATER ANIMALS

II. THE GETTING OF BACTERIA FREE CULTURES OF CLADOCERA, OSTRACODA, COPEPODA and ROTATORIA

N. S. Gajewskaja

The Chair of hydrobiology, Institute of fish industry)

The first of the new methods is based upon a use of weak solutions of rivanol, the second one consists in washing the animals in an apparatus shown on fig. 1, and giving them simultaneously a fine sterile suspension to purify their intestines from bacteria. Both methods may be combined or used separately.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 6

ИССЛЕДОВАНИЕ БЕНТОСА И ПЛАНКТОНА ОЗЕРА ЧАРХАЛ

Н. В. Бондаренко

(Из лаборатории кафедры зоологии беспозвоночных МГУ)

I. ВВЕДЕНИЕ

Данная работа является результатом обработки материалов Гурьевской рыбохозяйственной станции ВНИРО, собранных на озере Чархал с 21.IX по 5.X.1935 г.

Материалы по бентосу, планктону, грунтам и глубинам собраны В. С. Тимиревым, гидрохимические данные—Л. Барсуковой.

В количественной обработке бентоса принимали участие Г. А. Афанасьев и А. Ф. Зотов. Определения зоопланктона были проверены проф. В. А. Яшновым. Chironomidae были определены М. Л. Грандилевской-Дексбах (Москва), Oligochaeta—П. Г. Светловым (Казань).

Всем указанным выше лицам, и особенно моему руководителю проф. Л. А. Зенкевичу, я приношу искреннюю благодарность.

Бентос собирался при помощи обычного дночерпателя Экмана на 0,1 м^2. Планктические ловы производились качественной сеткой диаметром в 35 см. Всего было сделано 10 вертикальных ловов на 10 станциях поперечного разреза через озеро.

II. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ОЗЕРА

В 1896 г. была опубликована работа Н. А. Бородина (2), в которой дается общее описание озера Чархал, а также приводятся некоторые данные по его фауне; кроме того в ней затрагивается и вопрос о происхождении фауны озера, особенно важно отметить описание особого подвида понто-каспийской селедки Clupea cultiventris var. tscharchalensis Borodin.

После этой работы озеро многие годы не привлекало внимания исследователей, только в 1926 г. озеро посетил Л. И. Паллон (8), который произвел съемку озера, дал сравнительно детальное описание берегов с точки зрения их геологического строения и конфигурации, составил батиметрическую карту и карту грунтов. В своей работе он приводит также данные по термике и кислородному режиму, распространение по водоему надводных макрофитов и общие сведения о фауне.

В 1928 г. вышла работа А. Л. Бенинга (1), посвященная чархалскому планктону, где он дает полный список зоопланктона и примерное его распределение.

В том же году озеро в рыбохозяйственном отношении исследовал Киселевич (6), в этой работе приведен полный список ихтиофауны озера.

Укажем, наконец, на работу В. С. Васильева (4), проведшего гидрогеологическое обследование местности, окружающей озеро; автор дает подробный литологический состав исследуемого района и устананавливает наличие каспийских отложений с раковинами Cardium, Monodacna и др.

III. ОПИСАНИЕ ОЗЕРА

Общие данные. Озеро Чархал[1] расположено в 70 км к SO от Уральска. Паллон (8) указывает для него следующие данные: наибольшая длина 18,6 км, наибольшая ширина 14 км, площадь 190,8 км², максимальная глубина 13,5 м, длина береговой линии 50,5 км, развитие береговой линии—1,4.

Грунты (рис. 1). В озере можно отметить два основных грунта—песок и светлосерый жидкий ил. Граница, разделяющая эти грунты, идет примерно по глубинам 3,5—4,5 м. Зона песка образует песчаную террасу вокруг всего озера. На восточной стороне озера

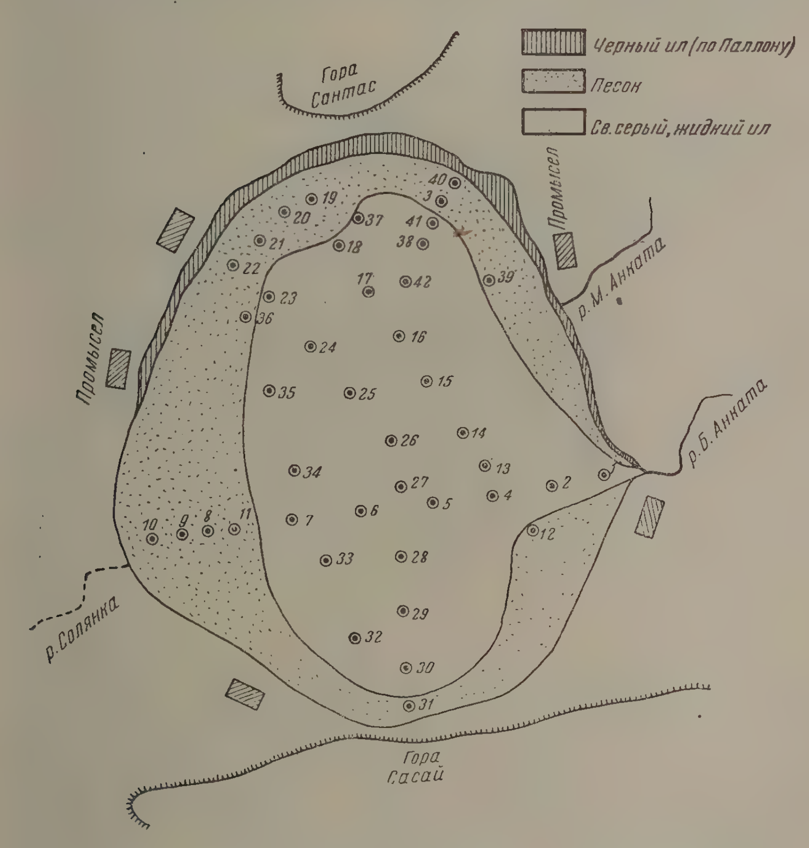


Рис. 1. Карта грунтов озера Чархал с указанием станций, на которых были взяты пробы

песчаная зона против устья реки Б. Анката постепенно убывает и сходит на-нет. На юге, ввиду подхода больших глубин к берегу, песчаная зона сильно суживается.

В общем зона песка занимает 89,4 км² (46,5%), зона ила—1006, км² (53,5%).

Кроме этих двух основных грунтов, в озере имеется также черный ил, который подковообразной полосой охватывает озеро с WNO. Эта полоса является результатом разложения макрофитов.

---

[1] Некоторые авторы называют его Чалкар (А. Л. Бенинг) или Челкар (В. С. Васильев).

Распределение грунтов очень хорошо совпадает, как будет видно из дальнейшего, с качественным и количественным распределением донной фауны.

Термика и кислородный режим. В исследуемый осенний период распределение температур было близко к гомотермии; в общем колебания температуры на поверхности по всему озеру выражались в пределах 12,5—14° (с 21.IX по 1.X.1935 г.) и 11—12,6° (с 1.X по 3.X), а у дна на глубине 10 м в пределах 12,2—13,5° (с 21.IX по 1.X.1935 г.) и 11,2—13° (с 1.X по 3.X).

Содержание кислорода в воде было большое; местами отмечалось пересыщение от 102,3 до 115,7% (ст. ст. 8, 9, 10, см. рис. 1). В среднем же содержание кислорода на поверхности равнялось 7,16 см³, на дне—7,20 см³.

Что касается pH, то в среднем она равнялась 8,42 и колебалась в пределах от 8,10 до 8,51; на дне имелось везде некоторое уменьшение щелочности, что, повидимому, объясняется жизнедеятельностью донных организмов и усиленным выделением ими CO_2.

Солевой состав. Соленость озера равна в среднем 6,23‰, что составляет почти половинную соленость Каспийского моря. Таким образом, озеро Чархал относится к солоноватым водоемам. По материалам экспедиции соленость в разных участках озера колебалась в пределах от 5,90 до 6,56‰ на поверхности и от 6,16 до 6,59‰ на дне.

Осенняя циркуляция сказывается на вертикальном распределении солености, местами имеется гомогалинность от дна до поверхности.

Содержание кремния в воде было довольно высокое, в среднем равнялось 4520 мг/м³ и колебалось от 3763 до 5700 мг/м³.

Что касается содержания азота, нитратов и фосфатов, то количество их в воде озера следующее: для азота и нитратов мы имеем в среднем 2,41 мг на 1 м³ с колебанием от 1,44 до 10,00 мг/м³. Содержание фосфатов в среднем равнялось 82,59 мг/м³ на дне и 39,07 мг/м³ на поверхности с колебаниями в разных точках озера от 28,50 до 81,94 мг/м³ на поверхности и от 39,33 до 142,5 мг/м³ на дне.

IV. ФАУНА ОЗЕРА

Бентос

В основном донная фауна Чархала складывается из следующих видов: 1) Dreissensia polymorpha, 2) Chironomus behningi (гр. Salinasius), 3) Cryptochironomus sp. (гр. Defectus), 4) Glyptotendipes polytomus, 5) Glptotendipes sp., 6) Pontogammarus aralensis, 7) Tubifex oligosetosus subsp. capillatus, 8) Limnodrilus hoffmeisteri, 9) Anodonta cygnea, 10) Bythinia tentaculata, 11) Harpacticoida (не определенные), 12) Ostracoda (не определенные).

К сожалению, более полного списка фауны дать нельзя, так как материал собирался лишь дночерпателем. Возможно, что детальное обследование береговой зоны с ее растительностью даст дополнения к списку, но это существенного значения для уяснения биологической продуктивности водоема не будет иметь. Массовыми формами бентоса являются четыре вида: Dreissensia polymorpha, Chironomidae larvae (гр. salinarius), Limnodrilus hoffmeisteri и Pontogammarus aralensis.

Характерны для бентоса также и макрофиты, которые представлены Potamogeton sp., заходящего далеко в глубь озера, иногда даже в зону ила (ст. ст. 2, 13, 14). Это растение является субстратом для прикрепления Dreissensia polymorpha.

В количественном отношении основную массу в озере составляет Dreissensia, которая приурочена главным образом к песчанистым

грунтам. Ее биомасса выражается на песке в среднем 5,8 г на 1 м². Если же рассчитать биомассу дрейссены на всю песчаную зону, то она будет равна 522 600 кг. Затем следуют Chironomidae с биомассой на илу в 4,4 г на 1 м². Биомасса хирономусов, рассчитанная на всю зону ила, к которой они в основном приурочены, дает 445 700 кг. Менее многочисленны в исследуемый период Oligochaeta, составляющие в среднем на илу 0,008 г на 1 м², такая же биомасса определяется и для Pontogammarus aralensis. Что касается последней формы, то нужно оговориться, что величина ее биомассы, полученная по данным экспедиции, определена недостаточно точно, так как основная масса Pontogammarus приурочена к полосе песчаной зоны от берега до глубины 1 м, где почти совершенно не были взяты пробы. Таким образом, биомасса всех представителей бентоса, взятая в среднем на все озеро, составляет 12,42 г на 1 м². Это число несколько меньше средних величин, характерных для типичного эвтрофного водоема.

В самом первом приближении биомасса Chironomidae на все озеро может быть выражена для сентября величиной в 4500 ц, биомасса Dreissensia polymorpha—в 1300 ц и биомасса Pontogammarus и Oligochaeta вместе взятых—в 40 ц; общая же биомасса на все озеро всех четырех компонентов выразится в 17540 ц.

Все данные, касающиеся биомассы озера, сведены в приводимой ниже таблице.

Формы	Биомасса бентоса песчаной зоны		Биомасса бентоса илистой зоны		Средняя биомасса озера в г на 1 м²	Биомасса бентоса озера (в целом) в ц
	средняя в г на 1 м²	всей зоны в ц	средняя в г на 1 м²	всей зоны в ц		
Dreissensia polymorpha	5,84	5200	10,48	7800	9,36	13000
Chironomidae	0,05	50	4,43	4450	3,05	4500
Oligochaeta	0,008	8	0,008	8	0,008	16
Pontogammarus aralensis	0,027	24	—	—	0,008	24
Итого . . .	5,92	5282	14,92	12258	12,42	17540

При взгляде на карту изобент (рис. 2) видно, что намечается несколько участков озера с точки зрения количественного распределения бентоса.

а) Участок с ничтожной биомассой от 0,05 г до 1 г на 1 м² образует более или менее равноширокую полосу вокруг всего озера, на востоке заходит далеко по направлению к центру озера.

б) Участок с пониженной биомассой от 1 до 5 г на 1 м² лежит широкой изогнутой полосой внутрь озера от предыдущего участка.

в) Участок со средней биомассой в 5—10 г на 1 м² занимает центральную часть озера.

г) Участки с повышенной биомассой свыше 10 г на 1 м² лежат в виде двух пятен—одного на месте подводного возвышения (в северной части озера), а второго в юго-восточной части озера. В первом биомасса достигает 276 г на 1 м², в другом—62 г на 1м².

Таким образом, на основе изложенного выше приходится признать наиболее продуктивной частью озера узкую полосу, идущую с севера на юго-восток, расширяясь к последнему, через центральную

часть озера и с местами наибольшей биомассы на обоих концах этой полосы.

Сравнение биомассы бентоса с таковой других водоемов. Озеро Чархал по содержанию солей является, как было

Рис. 2. Карта биомассы бентоса озера Чархал. Точки обозначают станции. Цифры (276 и 62)—количество граммов бентоса на 1 м² на данных участках

уже сказано, озером солоноватоводным. Солноватоводный характер сказывается и на его фауне, с типичными для нее Chironomus гр. Salinarius, Dreissensia polymorpha и Pantogammarus aralensis, общими с

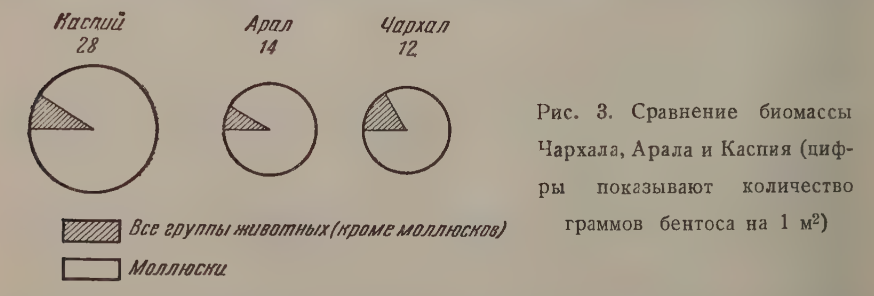


Рис. 3. Сравнение биомассы Чархала, Арала и Каспия (цифры показывают количество граммов бентоса на 1 м²)

Каспийским и Аральским морями. Сравнение наших данных с таковыми Каспийского и Аральского морей дает сходные результаты. Приводимые диаграммы (рис. 3) показывают, что эти водоемы как по биомассе

бентоса (12 г/м²—озеро Чархал, 14 г/м²—Аральское море и 28 г/м²—Каспийское море), так и по количественному соотношению отдельных групп (преобладание Mollusca) имеют довольно сходный характер.

В озере различаются три основных комплекса:

1. Береговой комплекс, который главным образом составлен из Pontogammarus aralensis, Harpacticoida и др., приуроченных к береговому песку, простирается до 1 м глубины.

2. Комплекс, составленный из макрофитов и Dreissensia polymorpha с примесью Pontogammarus и других компонентов фауны, приуроченной к средней части песчаной террасы озера.

3. Комплекс серого ила, составленный из Chironomidae (гр. Salinarius и Defectus) и Oligochaeta.

Наличие и сходное распространение этих комплексов отмечаются также и для северо-восточной части Каспийского моря (Кайдак), Аральского и Азовского морей. Правда, в последнем викарирующими видами являются Pontogammarus maeoticus и Mytilaster lineatus.

Все отмеченные выше комплексы не являются резко отграниченными друг от друга, и животные одного комплекса заходят в область другого. Так, хирономусы встречаются также и на песке, но в убывающем количестве по направлению к берегу.

Dreissensia polymorpha встречаются также, хотя в меньшем количестве, и на илистых грунтах, но далеко за переходную зону не заходят.

В этой переходной зоне (ст. ст. 8 и 18), которая отделяет зону песка от илистой зоны, были отмечены все основные представители бентоса озера Чархал. Главную массу составляют Dreissensia polymorpha (82,5%) и Chironomidae larve (11%); таким образом, здесь видно преобладание этих двух компонентов бентоса.

Соотношения между этими двумя компонентами на песке и илу выразятся так:

Грунт	Dreissensia polymorpha			Chironomidae—larvae		
	количество экз.	вес, мг	вес 1 экз. мг	количество экз.	вес мг	вес 1 экз. мг
Песок	423	16912,2	39,9	12	65	5,4
Ил	25	7173,7	286,9	204	4605,7	22,5

Обращает на себя внимание весовое соотношение у Dreissensia на илу и песке. Если высчитать средний вес одного экземпляра, то на песке он равен 39,9 мг, а на илистом грунте—286,9 мг, т. е. в 7 слишком раз больше (взрослые Dreissensia polymorpha на песке достигают веса 400 мг и выше). Если бы все экземпляры были одного возраста, то, принимая также в расчет густоту заселения их на обоих грунтах, можно было бы сделать вывод, что илистый грунт является более благоприятным для молодых Dreissensia polymorpha в трофическом отношении, где и рост их идет, вероятно, интенсивнее. К сожалению, нам не удалось определить возраст собранных дрейссен, что имело бы существенное значение.

Весовые соотношения у личинок Chironomidae имеют такой же характер—средний вес 1 экз. на илу равен 22,5 мг, на песке 5,4 мг.

Биология некоторых бентических форм Чархала. Dreissensia polymorpha встречались главным образом в молодых стадиях и часто большими скоплениями на макрфитах. Видимо, основная масса дрейссен приурочена к центральному поясу песчаной террасы.

Anodonta найдена только в устье реки Б. Анката.

Chironomidae larvae. В озере Чархал имеется четыре вида личинок семейства Chironomidae. Основную массу представляет Chironomus гр. Salinarius, к которой относится, повидимому, Chironomus behningi. Об этих личинках М. Л. Грандилевская-Дексбах говорит, что «они по своему строению напоминают личинки Chironomus behningi, описанные Микулиным для Балхаша; подобные же личинки встречались и в Иссык-Куле. Chironomus behningi широко распространен по Чархалу и Аралу и обладает способностью свечения». Основная масса этого вида сосредоточена в центральной части озера, постепенно убывая по направлению к берегам, и можно сказать, что мельче четырехметровой изобаты экземпляры этого вида встречаются единицами.

Личинки этого вида достигают в центральных частях крупных размеров от 22 до 27 мм, со средним весом для этих размеров в 36,4 мг; наиболее же крупные достигали веса 40 мг. Как показали исследования Е. В. Боруцкого (3), данные по Chironomidae различных водоемов трудно сравнивать, если различны методические приемы при количественном исследовании бентоса, однако отметим все же, что по Озерову средний вес для Chironomus plumosus равняется 20,12 мг [Н. К. Дексбах (5)].

Cryptochironomus sp. гр. Defectus—типичный обитатель сублиторали, очень требователен к кислороду, хищник, в Чалхаре встречается в незначительном количестве. Он был найден в пределах глубин от 2 до 8,5 м, в среднем 15 экземпляров на 1 м², тогда как Chironomus behningi составлял до 175 экземпляров на 1 м². По озеру встречается более или менее равномерно во всех частях озерной сублиторали.

Glyptotendipes polytomus—обитатель литорали, в материалах экспедиции отмечена на ст. ст. 10, 9, 8 и 12 с глубинами от 1 до 2 м. Таким образом, он отмечен только для южной половины озера на совсем мелких глубинах песчаной террасы озера с густотой заселения в среднем в 15 экземпляров на 1 м².

Glyptotendipes sp.—найден только на ст. 12 (песок, глубина 2 м) в количестве 10 экземпляров на 1 м².

Oligochaeta. В озере найдены 2 вида: Tubifex oligosetosus subsp. capillatus (ст. ст. 5, 15, 18) и Limnodrilus hoffmeisteri (ст. ст. 1, 10, 17, 20, 21, 31). Количественно преобладает второй вид, обычный в озерах и реках Евразии, приуроченный преимуществено к илам, но в нашем озере нередко встречается и на песчанистых грунтах.

Экология первого вида [1] неизвестна. Его распространение своеобразное, до сих пор он указан для водоемов района Маныча (Таусон А. О.), для литорали Охридского озера и возможно живет в Оке (сборы Неизвестновой-Жадиной в 1933 г).

Что касается густоты населения Oligochaeta, то она в исследуемый период небольшая и выражается большей частью в 5—10 экземпляров на 1 м², и только местами достигая до 100 экземпляров на 1 м² (ст. 1), причем в последнем случае встречен только Limnodrilus hoffmeisteri.

Необходимо также отметить, что почти все олигохеты в сборах экспедиции были неполовозрелыми (за исключением одного Tubifex на ст. 15).

Pontogammarus aralensis—типичный для солоноватых вод, встречается в соленых озерах Казахстанских степей и в Аральском и Кас-

---

[1] П. Г. Светлов указал нам, что установление нового варитета является провизорным, окончательное же решение систематического положения данной формы будет возможно после просмотра экземпляров хорошей сохранности. Все приводимые нами данные по Oligochaeta взяты из письменного сообщения П. Г. Светлова, которому мы выражаем искреннюю благодарность.

пийском морях. Обнаружен в пределах от 1 до 5 м в основном в песчаной зоне, иногда выходя несколько за пределы ее (например, ст. 35—глубина 6,5 м, светлосерый ил). Плотность населения в среднем 7 экземпляров на 1 м².

Планктон

В сентябре в озере было сильное развитие фитопланктона, что принято обозначать как осеннее «цветение воды». Это «цветение воды» обусловливали главным образом Aphanizomenon flos aquae и Nodularia spumigera.

Качественный состав планктона довольно полно был описан А. Л. Бенингом в 1928 г. (1), и нами встречены все основные указанные им формы.

Первое, что бросается в глаза при рассмотрении планктона, это более или менее неравномерное качественное распределение основных планктических форм по озеру; намечаются две группы зоопланктеров: а) формы, широко распространенные по всему озеру, и б) формы прибрежной зоны и устьев рек Б. и М. Анката. К первой группе относится 21 вид (67%), ко второй—11 видов (33%).

Фитопланктон состоит из 17 форм, которые распределяются следующим образом: Diatomea—10 видов (58%), Cyanophyceae—4 вида (23%) и Chlorophyceae—3 вида (19%). В количественном отношении первое место из названных групп занимают Cyanophyceae.

Основными компонентами фитопланктона являются Aphanizomenon flos aquae, Nodularia spumigera, Surirella striatula и Campylodiscus bicostatus.

Остальные формы представлены редко и довольно непостоянно. Зоопланктон состоит из 32 форм, которые распределяются следующим образом: Rotatoria—17 видов (53%), Cladocera—10 видов (32%), Copepoda—3 вида (9%), Protozoa—1 вид (3%), личинки Mollusca—1 вид (3%).

Основной и преобладающей группой как по количеству видов, так и по количеству особей в исследуемом периоде являются Rotatoria. Из них доминирующими формами были Anuraea aculeata (в 2 вариететах) и Brachionus angularis. Кроме того, часто встречались Synchaeta sp.

Совершенно отсутствовали указанные А. Л. Бенингом Cathypna luna, Colurella sp., Pterodina patina, Brachionus urceolaris, Pedalion fennicum. Следует отметить, что почти все просмотренные Anurae aculeata и все виды Brachionus были с яйцами.

Cladocera были обнаружены главным образом в прибрежных пробах, широко же распространенными формами этой группы оказались Evadne trigona, Bosmina longirostris и Alona rectangula.

Copepoda были обнаружены во всех пробах и, видимо, более или менее равномерно распределены по озеру. В исследуемый период представлены главным образом различными стадиями Eurytemora velox. На ст. 8 была найдена половозрелая самка этого вида с 43 яйцами. Довольно часто в прибрежных пробах планктона попадались и представители Harpacticoida—донных обитателей прибрежной зоны. В прибрежной зоне возле устья М. Анкаты встречаются также, хотя редко, Cyclops sp.

Protozoa представлены в пробах единственной формой Tintinnidium fluviatilis, густо заселяющей воды Чархала.

Что касается личинок Mollusca, то они в пробах не были обнаружены, являясь весенними формами.

Как видно, зоопланктон озера Чархал состоит главным образом из пресноводных видов, приспособившихся к повышенной солености.

Любопытно провести сравнение зоопланктона озера и северной части Каспийского моря для выяснения солевых условий существования различных планктеров (см. прилагаемую таблицу). Наличие типично солоноватоводных видов интересно с точки зрения происхождения фауны озера.

Виды зоопланктона озера Чархал	Северного Каспия $Cl^0/_{00}$	В других водоемах
Tintinnidium fluviatilis	—	Пресноводные
Triarthra longiseta	До 1,172	
Polyarthra platyptera	» 1,172	
Euchlanis dilatata	» 0,758	
Cathypna luna	—	»
Pterodina patina	—	»
Brachionus angularis	До 1,172	
Br. pala f. amphiceros	» 1,172	
* Brachionus bakeri	» 4,667	
Brachi nus urceeolaris	» 1.172	
* Brachionus mulleri	» 4 667	
* Anuraea aculeata v. tropica	» 4,667	
Anuraea cochlearis	» 0,758	
Notholca acuminata	» 3,125	»
Pedalion fennicum	—	»
Diaphanozoma brachyurum	До 3,125	»
Cladocera (кроме Evadne)	—	»
* Evadne trigona	До 5,276	
Eurytemora velox	» 3,125	»

Примечание. Формы, отмеченные звездочкой и встречающиеся в озере Чархал и Северном Каспии, являются формами солоноватоводными.

Планктон впадающих в озеро Чархал рек. В пробах, взятых в 15 км от устья реки Б. Анката 3.X.1935 г., обнаружены следующие формы планктона:

Фитопланктон: 1. Spirogyra sp. 2. Nitschia lorenciana, 3. Synedra sp. 4. Pleurosigma angulatum, 5. Campylodiscus bicostatus, 6. Surirella ovalis, 7. Diatomeae (2 вида).

Зоопланктон: 1. Anuraea aculeata typ., 2. Anuraea cochlearis, 3. Notholca acuminata, 4. Cyclops sp. (неполовозрелые)- 5. Euchlanis dilatata, 6. Asplanchna priodonta, 7. Synchaeta sp. 8. Bosmina coregoni, 9. Alona rectangula, 10. Nauplii copepoda, 11. Ostracoda.

В пробе, взятой в 10 км от устья реки М. Анката 13.VI.1935 г.

Фитопланктон: 1. Spirogyra sp., 2. Tabellaria sp.

Зоопланктон: 1. Anuraea aculeata typ., 2. Ceriodaphnia reticul ta, 3. Chidorus sphaericus, 4. Cyclops sp., 5. Bosmina longirostris, 6. Rattulus sp., 7. Diaphanosoma brachyurum, 8. Euryteroma velox. Молодые ♀♀ и ♂♂., 9. Alona sp., 10. Ostracoda.

Таким образом, планктон впадающих рек показал, с одной стороны, свою бедность видами, с другой,—что в большинстве своем он общий с планктоном озера, но все же не имеет ряда форм, типичных для озера Чархал.

Добавления к списку видов планктона озера. В заключение отметим, что в планктоне озера были обнаружены еще 2 формы, не отмеченные Бенингом. Это, во-первых, Bosmina longirastris, была обнаружена в открытом озере (ст. ст. 5, 6, 7) и в впадающих в озеро реках. Во-вторых, Бенингом было отмечено, что Anuraea aculeata встречаются «исключительно в виде v. tropica», однако мной был отмечен и другой вариетет, ближе всего стоящий к v. divergens.

Также в пробах обнаружена и Anurae aculeata typ., которая является широко распространенной формой по озеру, не менее многочисленной, чем v. tropica.

V. ПРОИСХОЖДЕНИЕ ФАУНЫ ОЗЕРА ЧАРХАЛ

В 1896 г. Н. А. Бородин (2) высказал мнение о реликтовом характере исследуемого озера и в доказательство этого положения привел факт наличия в озере селедочки Clupea cultiventris var. tscharchalensis. и воблы Leuciscus rutilus — рыб Понто-Каспийского бассейна. Других доводов у Н. А. Бородина не было за отсутствием достаточных материалов по фауне и флоре озера. Затем в литературе имеется и противоположное мнение, принадлежащее Паллону (8).

Привожу его мнение для точности цитатой: «Факты нахождения организмов, свойственных пресным и опресненным участкам моря, не могут служить материалом для утверждения реликтового характера Чархала, т. е. водоема, сохранившего организмы, свойственные покрывавшему когда-то в давние времена эту область Арало-Каспийскому бассейну. Наличие форм Harengula tscharchalensis, Rutilus rutilus (subsp?), Dreissena polymorpha, Gammarus aralensis, т. е. животных, свойственных скорее морю, чем сравнительно небольшому озеру, не может служить доказательством для утверждения реликтового характера Чархала по двум основаниям: во-первых, указанные выше животные не чисто морские, так как переносят опресненную воду, а во-вторых, они довольно подвижны, так что их захождение и даже пассивный занос в Чархал из Урала вполне возможны. Осуществление пассивного заноса могло иметь место при существовании тока воды из Урала в Чархал, каковое как будто находит себе доказательство в виде прежней дельты Солянки в юго-западной части озера. Соленость вод Чархала и другие физико-химические свойства, сообщающие ему характер опресненных участков Сев. Каспия, дали возможность занесенным организмам сохранить свою индивидуальную жизнь и благополучно размножаться по сие время». Кроме того, Паллон замечает, что, не обладая полным списком организмов озера Чархал, трудно говорить об истории его заселения. Таким образом, из изложенного выше видно, что Паллон отрицательно относится к реликтовой теории происхождения фауны озера, но не выдвигает каких-либо своих объяснений, ибо, как он сам замечает, еще нет полного списка фауны и флоры.

На основе полученного материала мы сделаем попытку привести некоторые доказательства в пользу взгляда Н. А. Бородина о реликтовом характере озера Чархал.

Анализ фауны озера Чархал показывает, что большинство форм ее имеет пресноводный характер (свыше 75% пресноводных форм). Однако наличие целого ряда форм, как-то: селедочки, воблы, Dreissensia polymorpha, Pontogammarus aralensis и ряда солоноватоводных видов зоопланктона, указывает на некоторый солоноватоводный отпечаток в фауне.

Встает вопрос о путях попадания упомянутых солоноватоводных форм в озеро Чархал. Тут возможен ряд объяснений. Во-первых, отметим, что все представители каспийской фауны, встречающиеся в озере Чархал, могли попасть в него в результате активного продвижения против течения по реке Уралу и периодически действовавшей реке Солянке, через которую совершался отток воды из озера в реку Урал.

Конечно, такое объяснение справедливо для активноподвижных животных, как например, воблы, которые, зайдя указанным выше образом в озеро Чархал, нашли в нем все подходящие условия для

своего развития и остались в нем после того, как прекратилось сообщение между озером и рекой Урал.

Паллон обратил внимание на то, что, вероятно, когда-то существовал ток воды в русле реки Солянки из Урала в озеро Чархал, и оттуда могло произойти заселение озера солоноватоводными формами. Против возможности существования такого тока воды возражать нельзя, что же касается подобного пути заселения, то он нам представляется совершенно неправдоподобным, так как для такого утверждения необходимо было бы допустить продвижение воды из Каспийского моря по реке Уралу вверх против течения.

Второе объяснение имеет в виду занос отмеченных организмов в озеро Чархал в результате Каспийско-Аральской трансгрессии. Воды Каспийского моря, заполнив озеро Чархал, создали в нем условия солоноватового водоема, что, вероятно, обрекло на гибель многие пресноводные организмы, а также явилось причиной резко олигомикстного характера донной фауны озера; отметим далее, что ряд морских и солоноватоводных форм—Cardium edule, Monodacha caspia, Adacna и др.,—с опреснением озера вымерли. Кроме того, как уже отмечалось выше, многие пресноводные формы озера Чархал выдержали сильно повышенную для них соленость и приспособились к жизни в этой среде, а некоторые формы нашли себе убежище в устьях реки Б. и М. Анката.

Укажем, наконец, на возможность пассивного заноса некоторых организмов птицами, переносящими на частях тела и конечностях инцистированных простейших и яйца в твердых оболочках и т. д.

Геологические исследования [В. С. Васильев (5)] принесли ряд интересных палеозоологических находок. Так, на левом берегу М. Анката обнажение пород показало «светлобурый однородный лессовидный суглинок с Planorbis cornu и тонкими створками Monodacna caspia». На правом берегу М. Анката был обнажен среди других «белый с мелкими гальками мела песок кварцевый с обильной фауной Dreissensia (близких к Dreissensia rostriformis и Dr. polymorpha), Cardium catillus, Monodacna caspia». В обнажениях лощин реки Б. Анката виден светлобурый лессовидный суглинок с Planorbis и Cardidae и пресноводными Pupa и Unio sp. и др. «Берега озера Чархал с севера и запада составлены плитчатыми шоколадными глинами с толстораковинными формами Cardidae Dreissensia polymorpha».

Паллон указывает, что южнее реки Б. Анката на отвесных обрывах берега прекрасно заметна слоистость морских отложений и что «в них видны в большом количестве раковины уже вымершей Adacna». Наличие автохтонной фауны Каспия в геологических породах окрестностей озера Чархал говорит о действительности некогда существовавшей в озере каспийской фауны в результате Каспийско-Аральской трансгрессии.

Итак, на основе изложенного выше мы заключаем, что фауна озера Чархал, несмотря на малое количество солноватоводных форм, обитающих ныне в нем, имеет реликтовый характер и является остатком фауны, попавшей в озеро в результате Каспийско-Аральской трансгрессии.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бенинг А. Л., Русск. гидробиологический журнал, т. VII, № 10—12, 1928.—2. Бородин Н. А., Изв. Русск. географического общества, т. 32, 1896.—3. Боруцкий Е. В., Тр. Кос. биост., в. 3, 1925.—4. Васильев, В. С., Учен. зап. Саратовского государственного университета, т. XIII, в. 2, 1935.—5. Дексбах Н. К., Тр. Кос. биост., в. 3, 1925.—6. Киселевич К. А., Озеро Чаркар и его рыбопромысловое использование, Уральск, 1930.—7. Мартынов А. В, Русск. гидробиологический журнал, т. III, № 1 2, 1924.—8. Паллон А. И., Озеро Чархал в Уральской губернии, 1926.

AN INVESTIGATION OF THE BENTHOS AND PLANKTON OF THE LAKE CHARKHAL

by N. V. Bondarenko

(From the Laboratory of Invertebrate Zoology, Moscow, State University)

Summary

1. The Lake Charkhal is a brackish-water lake with an area of 190 sq. km. and the greatest depth of 13,5 m.

2. Two principal types of bottom sediments may be distinguished in this lake: the sand forming a sandy terrace around it (46,5 per cent of its whole area), and light gray mud (53,5 per cent).

3. A homothermous condition with the temperature of water averaging 12° at the surface and 11—12° at the bottom was observable in the lake during the period of investigations (September). The oxygen content of the whole lake exceeds 90 per cent of saturation, but in some places there was noted a super-saturation as high as 115,7 per cent.

pH averages 8,42, the mean of $^0/_{00}$ being 6,23$^0/_{00}$.

4. The silicon content is high, averaging 4520,4 mg/m³. There is little nitrogen and nitrates, their content reaching 2,4 mg/m³; phosphates average 82,59 mg/m³ at the bottom and 39,07 mg/m³ at the surface.

The benthic fauna of the Lake Charkhal is of oligomixed character (11 species). The mass forms are: Dreissensia polymorpha, Chironomus behningi (gr. Salinarius), Limnodrilus hoffmeisteri and Pontogammarus aralensis. Rich overgrowths of submerged macrophyts (Potamogeton sp.) are found in the lake. The biomass of all the representatives, taken in the average for the whole lake, forms 12,42 g/m², while the total biomass, computed in its first approximation for the whole lake, equals 14540 centners. Several regions of the lake may be marked out according to its benthos; the zone stretching from north to south across the centre of the lake and turning towards south-east (see the map) seems to be the most productive. The biomass of the benthos in the Lake Charkhal approaches in regard to its quantity to that of the northern part of the Caspian Sea. Three complexes of benthis animals can be distinguished in the lake.

(1) The complex of the littoral sand to the depth of 1 meter composed of Pontogammarus aralensis and Harpaticoida.

(2) The complex of the deep-water sand composed of macrophyts and Dreissensia polymorpha with an admixture of other animals.

(3) The deep-water mud complex—Chironomidae (grs. Salinarius and Defectus) and Oligochaeta.

5. The phyto-plankton comprises 17 species.

The zoo-plankton is formed of 28 fresh-water and 4 brackishwater species (Brachionus bakeri, Brachionus mülleri, Anuraea aculeuta v. tropica and Evadne trigona).

6. The presence of many brackish-water forms common with those of the Caspian and Aral Seas, as well as a number of paleozoological findings in the deposits of the lake, such as Dreissensia polymorpha, Didacna catillus and C. edule, Monodacna caspia, Adacna and others, i. e. a number of the representatives of the endemic fauna of the Caspian Sea, allow to consider the fauna of the Lake Charkhal as being of a relict character due to the former Caspian—Aral transgression.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 6

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЖИВОТНЫХ В ТОЛЩЕ ИЛА НЕКОТОРЫХ ОЗЕР ОКРЕСТНОСТЕЙ ЛЕНИНГРАДА

А. Черновский

Из Государственного гидрологического института

I. ВВЕДЕНИЕ

Вопрос о вертикальном распределении животных в толще донных отложений не является новым в гидробиологии. Еще в 1922 г. Alsterberg, применяя отяжеление дночерпателя, показал, что Oligochaeta очень глубоко проникают в толщу дна и поэтому при работе с малой моделью дночерпателя Экмана-Берджа Oligochaeta улавливаются далеко не все.

В 1931 г. одновременно появились две работы, касающиеся вопроса стратификации зообентоса в толще донных отложений, а именно работа Lenz и работа Rzoska. Кроме этих работ, недавно вышла еще работа Molander о стратификации зообентоса в толще донных отложений моря.

После окончания настоящей работы в 1935 г. появилась работа Боруцкого, специально посвященная изучению стратификации бентоса в толще ила, ее суточных и сезонных изменений и вопросу о практическом значении стратификации в оценке кормности водоема.

Таким образом, как видно, вопрос о стратификации зообентоса в толще донных отложений разрабатывается. Прежние представления о жизни тех или иных бентических животных, простая пометка «живет на таком-то грунте» не удовлетворяют исследователей. Появилась потребность точнее знать, как именно живет тот или иной организм: на грунте или в самом грунте, и если в грунте, то насколько глубоко.

Вопросы, возникающие при изучении стратификации зообентоса в грунте, сводятся к следующему:

1. Как вообще глубоко проникают животные в толщу дна.
2. Какие отличия наблюдаются в глубине проникновения и в характере стратификации для разных животных дна.
3. Чем обусловлены и определяются глубина проникновения, характер стратификации и наблюдаемые различия в этих явлениях для разных животных и на разных грунтах.

Как будет видно из дальнейшего, ответы на первые два вопроса уже могут быть даны. Что же касается третьего вопроса, о причинах, вызывающих стратификацию зообентоса в толще донных отложений, то на него сейчас нет еще вполне достоверного ответа.

Изучение стратификации зообентоса в толще грунта важно с методической точки зрения, так как оно позволяет оценить качество работы приборов, служащих для количественного учета бентоса.

И, наконец, практически важно знать, может ли быть весь бентос в любой момент использован рыбным стадом водоема и, следовательно, всю ли массу бентоса можно принимать как единую массу при определении кормовых ресурсов водоема, так как далеко не во всех

водоемах есть виды рыб, роющиеся в илу, и поэтому не везде могут быть использованы рыбами животные, обитающие подчас очень глубоко, под поверхностью ила.

II. МЕТОДИКА

Существуют два способа разделения проб ила на горизонтальные слои.

Во-первых, метод, примененный Перфильевым, Rzóska и мной. Он состоит в том, что иловой монолит постепенно выталкивается из прибора, и слои ила, выступающие за край прибора, последовательно срезаются.

Во-вторых, метод Ленца, принципиально отличный от первого. При этом методе иловый монолит рассекается на слои внутри прибора, и уже отделенные слои последовательно извлекаются для дальнейшего изучения.

Дночерпатель Ленца по своему весу вполне пригоден для работы вручную и сразу дает много материала. Эти соображения побудили меня изготовить дночерпатель Ленца и произвести его испытание.

Рабочие чертежи дночерпателя были разработаны конструктором Калитным, а сам дночерпатель изготовлен заводом Гео-гидроприбор. Сечение дночерпателя 15×15 см, высота корпуса 30 см. В неподвижных стенках 12 щелей. Нижняя щель отстоит от нижнего края корпуса на 3 см. Расстояние между щелями 2 см. Вес пустого дночерпателя 7,8 кг; вес дночерпателя с пробой около 15 кг.

Для подвешивания дночерпателя с пробой служили деревянные козлы.

Испытание дночерпателя проведено на озере Чайном в конце зимы. В четырех пунктах озера с разных глубин было взято семь проб дночерпателем.

Приведем полученные данные для каждой из семи проб.

Таблица 1 и 2. Станция I, глубина 9 м, грунт — мягкая гиттия

Дночерпатель № 1

№ щели снизу		Chironomus	Corethra	Oligochaeta	Общее число
	Вода	1	1	—	2
12	Иловой монолит	7	73	—	76
11		6	121	1	128
10		16	80	2	98
9		3	19	—	22
7		—	1	—	1
5		—	—	—	—
3		—	—	—	—
1		1	6	—	7

Дночерпатель № 2

№ щели снизу		Chironomus	Corethra	Oligochaeta	Общее число
	Вода	—	1	—	1
10	Иловой монолит	4	62	1	67
9		2	80	—	82
8		5	78	1	84
7		7	11	—	18
5		2	2	—	4
3		1	—	—	1
—		1	1	—	2
—		—	—	—	—

Таблица 3 и 4. Станция II, глубина 7 м, грунт — мягкая гиттия

Дночерпатель № 3							
№ щели снизу		Chironomus	лич. Corethra	Tanypus	Oligochaeta	Limnea ovata	Общее число
	Вода	—	—	—	—	—	—
10	Иловой монолит	21	29	1	17	2	70
9		33	17	—	9	—	59
8		19	2	—	8	—	29
7		11	3	—	—	—	14
5		1	—	—	2	—	3
3		1	—	—	1	—	2
1		5	—	—	—	—	5

Дночерпатель № 4							
№ щели снизу		Chironomus	лич. Corethra	Tanypus	Oligochaeta	Hydracarina	Общее число
	Вода	—	—	—	—	—	—
9	Иловой монолит	6	14	2	9	1	32
8		16	17	—	19	—	52
7		19	18	—	15	—	52
6		18	—	—	10	—	28
5		6	—	—	6	—	12
4		4	—	—	2	—	6
3		1	—	—	—	—	1
2		3	—	—	—	—	3
1		2	2	—	—	—	4

Таблица 5 и 6. Станция III, глубина 6,5 м, грунт — мягкая гиттия с небольшим количеством грубого детрита

Дночерпатель № 5									
№ щели снизу		Chironomus	Tanypus	Psectrocladius	лич. Corethra	Oligochaeta	Pisidium	Hydracarina	Общее число
	Вода	—	—	—	—	—	—	—	—
10	Иловой монолит	14	3	—	2	23	1	1	44
9		6	2	—	4	27	—	—	39
8		12	—	—	1	18	—	—	31
7		9	—	—	—	13	—	—	22
5		3	—	—	—	—	—	—	3
3		—	—	—	—	—	—	—	—
1		1	—	1	—	—	—	—	1

Дночерпатель № 6							
№ щели снизу		Chironomus	Tanypus	лич. Corethra	Oligochaeta	Pisidium	Общее число
	Вода	—	—	—	—	—	—
11	Иловой монолит	18	—	2	48	—	68
10		13	9	4	23	2	51
9		23	—	3	58	—	84
7		11	—	1	16	—	28
5		3	—	—	4	—	7
3		3	—	—	6	—	9
1		2	—	—	—	—	2

Из приведенных данных (табл. 1—7) видно, что методика Ленца дает отчетливую картину стратификации. Материала сразу получается много. Казалось бы, можно принять методику Ленца безоговорочно, но при более пристальном рассмотрении процесса работы с прибором возникают серьезные возражения против методики Ленца.

Таблица 7. Станция IV, глубина 4,5 м, грунт — грубодетритная гиттия

Дночерпатель № 7							
№ щели снизу		Tanypus	Ephemera vulgata	Culicoides	Oligochaeta	Pisidium	Общее число
—	Вода	—	—	—	—	—	—
3	Иловой монолит	2	1	1	—	1	5
1		—	1	—	1	—	2
—		1	—	—	—	—	1

Возражения эти следующие. Сам Ленц говорит, что дночерпатель не удерживает воду, находящуюся в приборе над иловым монолитом. Действительно, вытекание воды имеет место каждый раз. Воду эту процеживают и учитывают пойманных при этом животных. Основная масса воды протекает главным образом между подвижными и неподвижными стенками прибора. Меньшая часть просачивается между корпусом прибора и иловым монолитом, заключенным в нем. При наличии животных в воде над илом эта вода должна частично переместить их ниже, в ил. Пробы, взятые на станциях I и II, и табл. I в работе Ленца говорят нам, что легкое искажение стратификации просачивающейся водой действительно бывает. Corethra найдена в верхних слоях и с перерывом — в самых нижних. Но это небольшая погрешность и обнаруживается далеко не всегда. Однако надо думать, что перенос животных водой из верхних слоев в нижние на более жидких грунтах будет значительнее, чем это наблюдалось мной в Чайном озере.

Когда стечет вся вода, находившаяся над илом, вода продолжает сочиться из щелей прибора. Эта вода, несомненно, происходит из верхних слоев монолита. Верхние слои заметно уплотняются, и поверхность ила опускается, как это показано в табл. 8.

Таблица 8. Смещение поверхности ила вследствие уплотнения верхних слоев монолита

№ дночерпателя	1	2	3	4	5	6
Величина смещения поверхности ила в см	3	3	1	2	2	2

Можно принять, что в среднем поверхность ила понижалась за время разделения монолита (минут 20—30) примерно на 2 см. В связи с этим трудно отнести животных, найденных в том или ином слое, к какой-то точной глубине. Поэтому в приведенных выше таблицах границы слоев даны мной не в сантиметрах от поверхности ила, а обозначены номерами щелей, по которым шло отделение слоев. Вероятно, смещение будет гораздо сильнее при работе на очень жидких грунтах, например, в дистрофных водоемах. Для разрешения практических вопросов смещение стратификации на 2—3 см, конечно, не существенно. При изучении стратификации для более детального знакомства с биологией бентических организмов важен каждый сантиметр и особенно у поверхности ила.

Можно было бы попытаться предотвратить оседание ила путем отсечения в первую очередь верхних слоев, для чего придется поднять одну из подвижных стенок дночерпателя до верха монолита, но тогда через открытые щели прибора потечет ил. Этот способ непригоден, и я не вижу действительного способа предотвратить смещение поверхности без нарушения целостности монолита.

Далее упомяну еще об одном существенном дефекте, который обнаруживается при резке монолита. При резке верхних слоев постоянно происходит искривление поверхности ила и вспучивание ила в направлении движения ножа. Деформация поверхности монолита наблюдается при срезании верхних четырех сантиметров.

Еще более резкая деформация наступает при отделении более тонкого слоя, а именно сантиметров двух. Ил прилипает к ножу, и некоторая масса ила движется с ножом внутри монолита, вызывая нарушение слоев. Несомненно, прилипание и смещение имеют место при резке и самых нижних слоев, но волна, вызываемая движением ножа, не доходит до поверхности, оставаясь скрытой. Вспучивание ила по ходу ножа при отсечении верхних слоев приводит к тому, что ил собирается горкой у стенки прибора, к которой движется нож, и горка часто достигает высоты 3 см.

Ленц видит главное достоинство своей методики в том, что ил делится внутри прибора, без смещения всего монолита. По мнению Ленца, при отделении слоев после выжимания их из прибора должна происходить путаница слоев. По-моему, здесь играет решающую роль не место отделения слоев, а соотношение между поперечником отсекаемого слоя и его высотой. Ил неизбежно прилипает к металлу, и в любом приборе будет происходить смещение и деформация слоев при резке монолита. Но в приборах с меньшим поперечным сечением при той же толщине слоя прилипание к вертикальным стенкам прибора окажет большее сопротивление горизонтальному смещению ила и деформации слоев, вызываемым движением ножа, отделяющего слой. Уже при диаметре стратометрической трубки в 5,4 см, применявшемся мной, и при толщине слоев в 2 см было заметно небольшое горизонтальное смещение илового монолита, поэтому, по-моему, диаметр монолита в 5,5 см является максимальным при рассечении монолита на горизонтальные слои не тоньше 2 см.

Методика Ленца вызывает деформацию и уплотнение главным образом верхних, более жидких слоев ила. Уплотнение ила и смещение поверхности вниз во время работы создают невозможность точного определения глубины обитания организмов в илу. Горизонтальное смещение и деформация слоев ставят под сомнение получаемые методом Ленца картины стратификации зообентоса, особенно в верхнем отрезе монолита.

На основании изложенного выше я отказался от методики Ленца, и вся настоящая работа проведена методикой, выработанной мной и очень близкой к методике Rzóska и Перфильева. Боруцкий провел свою работу методикой Ленца. Он делил иловые монолиты на пятисантиметровые слои и поэтому не заметил недостатков методики Ленца, резко выступающих при более тонкой работе.

Отметим еще следующее. Несмотря на значительный вес, дночерпатель Ленца берет монолиты лишь немного более высокие, чем обычный дночерпатель 20 × 20 см. На мягкой планктонной гиттии дночерпатель Ленца берет монолиты высотой 20—26 см, а на грубодетритной гиттии—всего 10 см.

«Разделитель» для иловых монолитов, взятых стратометром Перфильева

Разделитель—это прямоугольный лоток, монтированный на толстой муфте (рис. 1). Лоток закрыт с трех сторон бортиками высотой сантиметра четыре. Одна узкая сторона лотка остается открытой. Вдоль длинных бортов, изнутри, у самого дна лотка идут пазы для ножа. Пазы чуть шире толщины ножа. У замкнутого конца лотка, как раз над муфтой, в дне лотка есть сквозное отверстие с диаметром, равным внутреннему диаметру стратометрической трубки. Муфта толстая, массивная, длиной сантиметров восемь. Внутренний диаметр муфты равен внешнему диаметру стратометрической трубки. По двум диаметрально противоположным сторонам муфты, начиная от ее нижнего края, идут щелевидные, коленчатые (штыковые) прорезы. Они служат для плотного смыкания разделителя со стратометрической трубкой. Нож разделителя, это прямо-

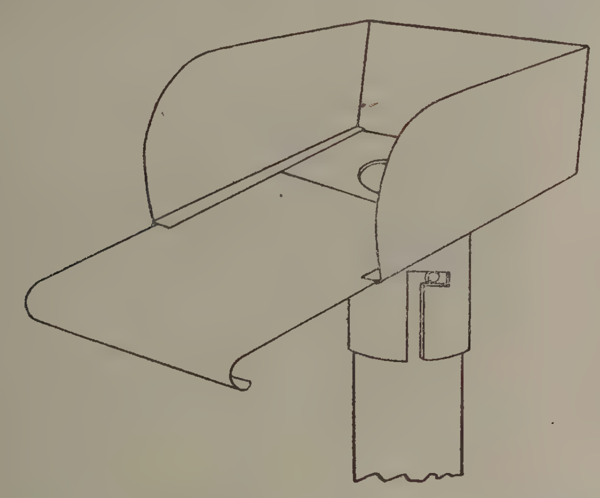


Рис. 1. Разделитель на стратометрической трубке

угольная пластинка, точно соответствующая ширине лотка и немного длиннее его. Режущий край заточен клином к нижней поверхности ножа. Противоположный конец кругло загнут книзу. Разделитель и его нож изготовляются из листовой латуни толщиной 2—2,5 мм.

Разделитель служит для разделения проб, взятых стратометром Перфильева. Мной были взяты трубки с внутренним диаметром 5,4 см, т. е. с площадью поперечного сечения в 22,89 см^2. Двадцать проб, взятых такой трубкой, имеют общую площадь в 457,8 см^2, т. е. больше площади поперечного сечения большой модели дночерпателя Экмана-Берджа.

Для выталкивания монолита из трубки служат поршневая пробка и поршневая палка. Поршневая пробка отличается от обычной тем, что имеет цилиндрическую форму. Высота пробки должна превышать ее диаметр раза в полтора, так как при меньшей относительной высоте пробки легко получить перекос и пробки и монолита. Поршневая палка немного тоньше просвета трубки и сантиметров на десять длиннее ее. Палка изготовляется из твердого дерева и пропитывается парафином для того, чтобы не разбухала. Начиная от верхнего конца, через каждый сантиметр в палке просверлены сквозные отверстия, перпендикулярные продольной оси палки. Ряд отверстий располагается по спирали для того, чтобы палка не ра-

скалывалась. Число отверстий зависит от длины стратометрической трубки. Обычная длина стратометрической трубки 34 см. При этой длине приходится делать 27 отверстий, т. е. по числу сантиметров трубки без высоты поршневой пробки. Для накопления отделенных слоев нужны десять небольших сачков на коротких ручках с номерами. У меня были сачки диаметром 16 см, глубиной 23 см. Длина ручек 25 см. Сачки должны быть сделаны из газа № 0 или № 3.

Стратометр с примкнутой трубкой опускается на дно. Практика показала, что скорость опускания должна быть умеренной. Трубка проникает в дно не силой удара, а давлением тяжести прибора. Резкий удар о дно часто вызывает преждевременное замыкание стратометра, и трубка приносит короткий монолит. Трубка, поднятая к поверхности воды, затыкается снизу поршневой пробкой еще в воде; затем стратометр вынимается из воды и трубка снимается со стратометра. На верхний конец трубки надевают разделитель и поворотом плотно смыкают трубку с прибором. Нож в это время выдвинут и отверстие в лотке открыто. Под трубку подставляют поршневую палку и осторожным, медленным надавливанием перемещают монолит ила вверх по трубке. Вода над монолитом поступает в лоток и стекает в подставленный сачок или жестянку. Как только вся вода будет слита и поверхность монолита сравняется с краем отверстия в лотке, приступают к разделению монолита на слои. В отверстие поршневой палки, отстоящее в этот момент от нижнего края трубки на желаемое число сантиметров, вставляют шпильку (гвоздь). Надавливая на прибор сверху, доводят нижний край трубки до шпильки. Вследствие перемещения поршневой пробки столбик ила желаемой высоты поступает в лоток разделителя. Затем вдвигают нож в лоток доотказа. Ил, отделенный ножом, смывают водой в подставленный очередной сачок или жестянку. Смывать ил из лотка очень удобно тонкой струей из чайника. Нож снова выдвигают и приступают к отделению второй порции ила. Так действуют до тех пор, пока весь монолит не будет разделен. Обычно один монолит содержит мало животных. Поэтому на одной станции берут несколько проб и делят на те же слои, что и первую пробу. Слои одинаковых горизонтов из разных монолитов одной станции смывают в один сачок. Отверстия в поршневой палке отстоят друг от друга на 1 см. Длина монолита часто измеряется не целым числом сантиметров, поэтому границы слоев можно лишь условно обозначить целым числом сантиметров. На самом деле границы получаются расплывчатые, с амплитудой в $\pm 0,5$ см. Я делил монолиты на слои не тоньше 2 см. Во-первых, эта толщина обеспечивает слабое горизонтальное смещение монолита. Во-вторых, даже при этой толщине крупные организмы часто приходятся как раз на границе слоев и режутся ножом. В этом случае я условно принимал, что животное найдено в том слое, где найдена его голова. Для Oligochaeta такая условность тем более неизбежна, что вообще о числе индивидуумов Oligochaeta приходится судить по числу их головных концов.

Отметим, что протекания воды между стенками трубки и монолитом не замечено. Иногда стратометр берет монолит значительно короче, чем это нужно для работы. Короткий монолит, не разделяя, выкидывают и, более тщательно, берут следующий. Особое внимание нужно обращать на то, чтобы трубка с пробой все время находилась в вертикальном положении. Промывка и дальнейшая обработка проб, обычные для сборов бентоса.

Сбор материала произведен в два срока. В августе 1933 г. на озере Чайном было взято 285 стратометрических проб на семи разных станциях. Пробы были собраны сериями. Всего была 21 серия.

состоящая из 20, 10 и 6 проб. При обработке материала было учтено лишь число экземпляров. В 1935 г. был собран материал опять в озере Чайном, на одной станции и, кроме того, еще в четырех озерах Токсовского района. Озера были выбраны, по возможности, разные по своему характеру и по характеру их грунтов. Всего в 1935 г. собрано 137 проб на 12 станциях. При обработке материала 1935 г. учтены и число экземпляров и вес. Отмечу, что взвешивание организмов производилось в закрытой бюксе. Судя по кривым работы Боруцкого, в первые 2—3 минуты наступает изменение веса организмов не более чем в 5% от их истинного веса. Обсушка перед взвешиванием материала данной работы длилась не более 2—2½ минут. Поэтому можно принять полученные мной весовые данные как очень близкие к действительности.

При обработке материала главное внимание было обращено на группы и формы, представленные более или менее значительным числом экземпляров. Животные, найденные в небольшом количестве, иногда дают расплывчатую картину стратификации, хотя некоторые из них, как увидим дальше, обнаруживают вполне определенную стратификацию в толще донных отложений.

III. ОБЗОРЫ СТРАТИФИКАЦИИ БЕНТОСА ПО ВОДОЕМАМ

Озеро Чайное

Водоем евтрофный; в глубинных частях летом и зимой наблюдается полное исчезновение кислорода у дна. Грунт типа гиттии; ниже 6,5—7 м ил мягкий, сметанообразный; на 6,5 м к мелкодетритному илу начинает примешиваться грубый детрит; выше грубого детрита становится больше, и на 4,5 м появляется заметная примесь песка. Основные формы бентоса—это личинки Chironomus plumosus и Corethra.

На восьми станциях этого озера собрана значительная часть материала. Станции нумерованы по порядку убывания глубин.

Таблица 9. Станция I, глубина 9,6 м, грунт—мягкая планктонная гиттия; август 1933 г., 20 монолитов. Общая площадь 458 см²
Озеро Чайное

Слои (см)		Число экземпляров: Chironomus plumosus	Corethra: кук.	Corethra: лич.	Всего
Вода	—	—	1	1	2
Иловой монолит	0—2	13	—	1	14
	2—4	2	—	2	4
	4—6	—	—	—	—
	6—8	6	—	—	6
	8—10	—	—	—	—
	10—14	—	—	—	—
	14—18	—	—	—	—
Всего		21	1	4	26

Таблица 10. Станция II, глубина 8,2 м, грунт—мягкая планктонная гиттия; август 1933 г., 50 монолитов. Общая площадь 642 см² (30 монолитов были диаметром 2,8 см и 20 монолитов 5,4 см)
Озеро Чайное

Слои (см)		Число экземпляров: Chironomus plumosus	Corethra: кук.	Corethra: лич.	Oligochaeta	Всего
Вода	—	—	7	2	—	9
Иловой монолит	0—2	12	1	3	6	22
	2—4	18	—	4	6	28
	4—6	13	1	11	7	32
	5—8	20	—	8	8	36
	8—10	19	—	1	4	24
	10—14	11	—	—	3	14
	14—18	—		—	—	—
Всего		93	9	29	34	165

Таблица 11. Станция III, глубина 7 м, грунт—мягкая планктонная гиттия; сентябрь 1935 г., 30 монолитов. Общая площадь 777 см²
Озеро Чайное

Слои (см)		Число экземпляров				Вес в мг			
		Chironomus plumosus	лич. Corethra	Oligochaeta	Всего	Chironomus plumosus	лич. Corethra	Oligochaeta	Всего
Вода	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Иловой монолит	0—2	12	9	53	74	121	14	81	216
	2—4	20	2	54	76	329	3	87	419
	4—6	12	—	20	32	207	—	22	229
	6—8	6	—	6	12	115	—	8	123
	8—10	1	—	1	2	14	—	2	16
	10—14	2	—	4	6	26	—	7	33
	14—18	—	—	1	1	—	—	2	2
	18—20	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего		53	11	139	203	812	17	209	1038

Таблица 12. Станция IV, глубина 6,5 м, грунт—планктонная гиттия с заметной примесью грубого детрита; август 1933 г., 80 монолитов. Общая площадь 1831 см²
Озеро Чайное

Слои (см)		Число экземпляров									
		Hydracarina	Pisidium	Oligochaeta	Corethra куколки	Corethra лич.	Chironomus plumosus	Polypedil	Proteuthes	Tanypus	Culicoides	Всего
Вода	—	—	—	1	6	1	—	—	—	—	—	8
Иловой монолит	0—2	2	2	55	3	2	8	—	1	5	—	78
	2—4	1	—	118	1	1	18	1	—	14	—	154
	4—6	—	—	71	—	1	23	—	—	3	—	98
	6—8	—	—	51	—	2	26	—	—	—	1	80
	8—10	—	—	35	—	—	14	—	—	—	—	49
	10—14	—	—	36	—	—	9	—	—	—	—	45
	14—18	—	—	12	—	—	6	—	—	—	—	18
	18—22	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	2
Всего		3	2	381	10	7	104	1	1	22	1	532

Следующие три станции (станция V, глубина 4,5, август 1933 г. 66 монолитов, общая площадь 1511 см²; станция VI, глубина 4,5 м, август 1933 г., 10 монолитов, общая площадь 229 см²; станция VII, глубина 4,5, август 1933 г., 50 монолитов, общая площадь 1145 см²) весьма сходны друг с другом как по характеру грунта (грубодетритная гиттия с песком), так и по стратификации организмов, поэтому рассмотреть их можно вместе (табл. 13).

В данном случае надо отметить, что максимум Oligochaeta лежит в самом верхнем слое, чего не было на предыдущих станциях.

Станция VIII, глубина 2,2 м, грунт—грубодетритная гиттия; август 1933 г., 40 монолитов, общая площадь 916 см² (табл. 14).

Таблица 13. Озеро Чайное, станции V, VI и VII

Слои (см)	Число экземпляров																				Всего
	Rhynchota	Sialis	Trichoptera	Hydracarina	Pisidium	Valvata	Nematoda	Oligochaeta	Chironomus plumosus	Cryptochironomus	Chironominae gen. № 10	Microchironomus	Polypedilum	Tanytarsus Attersee	Eutanytarsus gregarius	Tanytarsus pedicellifera	Tanypus	Protenthes	Culicoides	Bezzia	
Вода	1	1	—	6	7	—	1	1	—	—	—	2	—	1	9	—	7	—	—	—	35
Иловой монолит 0—2	—	—	1	10	49	1	1	20	1	3	4	4	97	6	29	5	40	2	2	6	282
2—4	—	—	—	1	15	—	1	10	—	2	2	—	18	—	1	—	36	2	1	1	90
4—6	—	2	—	2	7	—	—	2	1	—	—	1	6	—	7	—	5	—	3	—	36
6—8	—	—	—	—	2	—	1	—	1	3	1	—	2	1	—	—	2	—	—	—	13
8—10	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	1	—	1	—	—	1	5
10—14	—	—	—	—	—	—	1	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	5
14—18	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
18—22	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	2
Всего . . .	1	3	1	19	80	1	6	36	3	11	7	7	123	9	47	5	91	4	8	8	470

Таблица 14. Озеро Чайное, станция VIII

Слои (см)	Число экземпляров																					Всего
	Cyclops viridis	Hydracarina	Rhynchota	Sialis	Caënis	Cnemidotus	Nematodes	Oligochaeta	Pisidium	Chironomus plumosus	Cryptochironomus	Chironomaria mun оз. Кругл.	Allochironomus	Polypedilum	Tanytarsus Attersee	Eutanytarsus gregaruis	Trichocladius algarum	Cricotopus	Protenthes	Tanypus	Culicoides	
Вода	—	4	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	2	8
Иловой монолит 0—2	1	1	—	1	1	1	2	3	12	1	—	11	1	6	1	3	1	—	29	2	—	79
2—4	—	2	—	3	—	—	—	5	2	—	—	1	—	3	—	—	—	—	4	3	—	23
4—6	—	—	—	1	—	—	—	8	2	1	—	—	—	—	—	—	—	1	2	3	—	18
6—8	—	—	—	—	—	—	—	8	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	10
8—10	—	—	—	—	—	—	—	9	—	1	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	12
10—14	—	—	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5
14—18	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
18—22	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
Всего . . .	1	7	1	4	1	1	2	41	17	3	1	13	1	9	1	3	1	1	38	8	2	157

Подведем некоторые итоги. Для всей совокупности фауны, если опустить пока станцию I, ясно выступает связь глубины положения максимума с глубиной места. С уменьшением глубины максимум поднимается к поверхности грунта. На глубине 4,5 м он находится в наивысшем положении, где и остается при дальнейшем уменьшении глубины места. Нижняя граница распространения фауны в толщу ила Чайного озера, вероятно, в большинстве случаев лежит ниже 22 см. Но главная масса животных везде занимает лишь верхние 14—18 см.

Особое положение занимает станция I. Здесь и максимум и нижняя граница лежат высоко. Станция I расположена на максимальной глубине. В августе у дна здесь не только совершенно отсутствует кислород, но вода обладает сильными восстановительными свойствами. Возможно, что сильно затрудненные условия существования и вызвали смещение максимума и нижней границы к поверхности ила.

Rzóska (1931) на плотных грунтах и на небольшой глубине (0,2—0,8 м) получил исключительно яркую картину концентрации фауны дна в верхнем слое грунта. Правда, Rzóska отделял слои значительно толще, чем это сделано мной. Но концентрация фауны в верхнем слое у Rzóska настолько резкая, что мои данные можно считать совпадающими с данными Rzóska. Ленц высказал опасение о том, что при работе с трубкой на мягких грунтах слои могут спутаться (Rzóska, 1931, стр. 269). Мои данные ясно свидетельствуют, что опасения Ленца были неосновательны.

Большинство организмов, найденных в пробах из Чайного озера, максимально развиваются в самом верхнем слое ила, от 0 до 2 см. Только у Chironomus plumosus, Oligochaeta и личинок Corethra максимум наблюдался в более глубоких слоях. Hydracarina, повидимому, живут на самой поверхности ила; куколки Corethra, погружаясь в ил, держатся все же главным образом над илом; Rhynchota были найдены также только над илом.

Глубина, до которой проникают в ил разные формы, очень различна. Ряд форм встречен единично и только в самом поверхностном слое (Cyclops, лич. Cnemidotus, Caenis, Trichoptera, Valvata, Allochironomus). Другая группа форм проникает в ил, но неглубоко, сантиметров до шести—десяти (Sialis, кук. Corethra, Microchironomus, Hydracarina, Chironominae gen. № 10, Tanytarsus Attersee, Eutanytarsus, Protenthes, Tanypus, Polypedilum, «Chironomaria оз. Круглого», лич. Corethra). До глубины в 18 см найдены Nematoda, а до 22 см спускаются Culicoidinae, Cryptochironomus, Oligochaeta и Chironomus plumosus. Весьма возможно, что отдельные представители этих последних групп проникают в Чайном озере в толщу ила и глубже 22 см.

Озеро Лайдика, 13.VIII.1935 г.

Озеро слабо евтрофированное, с глубинами более 30 м. Кислород круглый год присутствует во всех слоях до дна. Вода голубоватая, прозрачная. Грунты светлые, серо-коричневые, слабоглинистые. Основная масса бентоса, начиная с глубин в 5—6 м,—это личинки хиромид. Преобладают Stictochironomus, Sergentia и Eutanytarsus inermipes.

Последний спускается до наибольших глубин озера. Озеро исследовалось три раза, и только однажды была найдена личинка Chironomus plumosus. В озере сделаны сборы на трех станциях.

На всех трех станциях в озере Лайдика фауна сконцентрирована в самом верхнем слое ила от 0 до 2 см. Максимум всех найденных

Таблица 15. Станция I, глубина 30,5 м, грунт—светлая, бурокоричневая слабоглинистая гиттия, 10 монолитов, общая площадь 229 см²

Слои (см)	Озеро Лайдика									
	число экземпляров							вес в мг		
	Oligochaeta	Stictochironomus	Sergentia	Eutanytarsus inermipes	Pelopia costalis	Tanypus	Всего	Oligochaeta	Chironomidae	Всего
Вода	—	—	—	—	1	—	1	—	—	—
Иловой монолит 0—2	2	1	11	4	—	2	20	2	52	54
2—4	2	—	2	1	—	—	5	6	12	18
4—6	—	—	3	—	—	—	3	—	11	11
6—8	—	—	—	1	—	—	1	—	2	2
8—10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10—14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14—18	—	—	1	—	—	—	1	—	5	5
18—22	—	—	1	—	—	—	1	—	4	4
Всего . . .	4	1	18	6	1	2	32	8	87	95

Таблица 16. Станция II, глубина 17 м; температура 5,3°; O_2—6,55 мг/л; грунт—светлая бурокоричневая, слабоглинистая гиттия, 7 монолитов, общая площадь 160 см²

Слои (см)	Озеро Лайдика					
	число экземпляров					Общий вес в мг
	Stictochironomus	Sergentia	Eutanytarsus inermipes	Tanypus	Всего	
Вода	1	—	—	—	1	3
Иловой монолит 0—2	8	6	7	—	21	45
2—4	1	1	4	—	6	12
4—6	—	—	2	1	3	2
6—8	—	—	—	—	—	—
8—10	—	—	—	—	—	—
10—14	—	—	—	—	—	—
14—18	—	—	—	—	—	—
18—22	—	—	—	—	—	—
Всего	10	7	13	1	31	62

форм расположен именно в этом слое. Только отдельные экземпляры Stictochironomus и Sergentia спукаются ниже 8 см и заходят в глубокие слои ила.

Озеро Корози-ламба, 26.VIII.1935 г.

Озеро резко евтрофного типа; глубины более 20 м; зимой и летом кислород исчезает у дна, и бескислородная зона поднимается до 15 м. В это же время появляется сероводород. Отсутствие кислорода и появление H_2S вызывают полное исчезновение фауны в глубинных частях Корози-ламбы. Часть фауны—Chironomus и часть Corethra—погибает, часть Corethra мигрирует по дну к берегам и в планктон. Вода зеленоватая; летом наблюдается сильное цветение Ana-

Таблица 17. Станция III, глубина 11 м; температура 8,3°; O_2—7,65 мг/л; грунт плотный серо-коричневый, глинистый ил

Слои (см)	Озеро Лайдика								
	число экземпляров						вес в мг		
	Pisidium	Stictochironomus	Sergentia	Eutanytarsus inermipes	Tanypus	Всего	Pisidium	Chironomidae	Всего
Вода	—	—	—	—	1	1	—	1	1
Иловой монолит 0—2	3	21	—	1	7	32	20	40	60
2—4	1	4	—	—	1	6	5	11	16
4—6	—	2	—	—	—	2	—	8	8
6—8	—	2	—	—	—	2	—	3	3
8—10	—	—	—	—	—	—	—	—	—
10—14	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14—18	—	1	1	—	—	2	—	6	6
18—22	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего	4	30	1	1	9	45	25	69	94

baena. Грунт светлый, серый, глинистый. У берегов ил богат крупными, черными фрагментами отмершего Equisetum. Начиная с глубины 6—6,5 м, фауна состоит почти исключительно из личинок Chironomus plumosus, Corethra и Oligochaeta. Ближе к берегам большую роль играют Pisidium и литоральные Chironomidae.

В озере Корози-ламба собран материал на двух станциях на небольших глубинах.

Таблица 18. Станция I, глубина 7 м, температура 13,12°; O_2—7,14 мг/л, грунт светлый глинистый ил, с большим количес вом черных фрагментов Equisetum, 10 монолитов, общая площадь 229 см²

Слои (см)	Озеро Корози-ламба,										
	число экземпляров						вес в мг				
	Pisidium	Oligochaeta	Лич. Corethra	Chironomus plumosus	Chironom. semired.	Всего	Pisidium	Oligochaeta	лич. Corethra	Chironomidae	Всего
Вода	—	—	6	2	—	8	—	—	24	7	31
Иловой монолит 0— 2	3	46	6	8	—	63	15	67	20	75	177
2— 4	—	14	4	—	—	18	—	31	16	—	47
4— 6	—	3	3	3	1	10	—	8	12	81	101
6— 8	—	2	3	3	—	8	—	8	10	67	85
8—10	—	4	—	1	—	5	—	10	—	14	23
01 - 14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего	3	69	22	17	1	122	15	124	82	244	465

В прибрежной части Корози-ламба главная часть фауны обитает в самом верхнем слое ила 0—2 см. Большинство форм не найдено глубже 6 см. До 8 см опускаются в ил личинки Corethra, до 10—14 см — личинки Chironomus plumosus и Cryptochironomus. Глубже всех остальных форм погружаются в ил Oligochaeta.

Озеро Ласси-лампи, 28.VIII.1935 г.

Озеро в основном евтрофное, сильно дистрофируемое болотом у южного конца озера. Глубины более 20 м. Кислород в глубинной части у дна исчезает и летом и зимой. Вода коричневая. Грунт мягкий. Коричневый или с большим содержанием мелковолокнистого детрита. Основные формы бентоса—Chironomus plumosus, Sergentia, на глубинах около 5 м Karelia perfilievi. Летом развиваются Oligochaeta.

Таблица 20. Станция I, глубина 14 м, температура 6,7°; O_2 — 0,74 мг/л, грунт—коричневый ил с волокнистым детритом, 10 монолитов, общая площадь 229 см²

Слои (см)		Озеро Ласси-лампи					
		число экземпляров			вес в мг		
		Oligochaeta	Corethra	Всего	Oligochaeta	Corethra	Всего
Вода	—	—	—	—	—	—	—
Иловой монолит	0—2	15	2	17	23	9	32
	2—4	4	1	5	6	4	10
	4—6	1	—	1	3	—	3
	6—8	1	—	1	2	—	2
	8—10	—	—	—	—	—	—
	10—14	2	—	2	3	—	3
	14—18	—	—	—	—	—	—
	18—22	—	—	—	—	—	—
Всего		23	3	26	37	13	50

Таблица 21. Станция II, глубина 8,5 м, температура 9,5°; O_2—0,49 мг/л, грунт—коричневый ил с волокнистым детритом, 10 монолитов, общая площадь 229 см²

Слои (см)		Озеро Ласси-лампи													
		число экземпляров									вес в мг				
		Pisidium	Oligochaeta	Лич. Corethra	Chironomus plumosus	Glyptotendipes	Sergentia	Karelia	Tanypus	Всего	Pisidium	Oligochaeta	Лич. Corethra	Chironomidae	Всего
Вода	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		—	—
Иловой монолит	0—2	1	10	2	—	—	1	2	2	18	2	23	8	14	52
	2—4	1	1	2	1	—	—	1	—	6	5	6	4	10	25
	4—6	—	1	1	1	1	—	—	—	4	—	1	2	32	35
	6—8	—	—	—	—	—	—	—	1	3	—	2	—	3	5
	8—10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	10—14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	14—18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	18—22	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего		2	14	5	2	1	1	3	3	31	7	32	14	64	117

Таблица 19. Станция II, глубина 2 м; температура 14,7, O_2 — 7,96 мг/л, гр
об

Слои (см)		Озеро Коро										
		Число экз										
		Sialis	Hydracarina	Pisidium	Sphaerium	Valvata	Oligochaeta	Chironomus plumosus	Cryptochironomus	Microchironomus	Limnochironomus	Chironoma-
Вода . . .		—	—	—	1	—	—	—	—	—	1	
Иловой монолит	0—2	1	2	12	4	2	10	1	1	5	6	
	2—4	—	—	105	2	—	22	1	1	2	1	
	4—6	—	—	17	—	—	8	—	—	1	—	
	6—8	—	—	1	—	—	5	2	2	—	—	
	8—10	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	
	10—14	—	—	—	—	—	3	—	1	—	—	
	14—18	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	
Всего . . .		1	2	135	7	2	58	2	5	8	8	

Таблица 22. Станция III, глубина 2,2 м, температура 15,2°, O_2 — 7.55 мг/л, грунт — коричневый ил с волокнистым детритом, 10 монолитов, общая площадь 229 см²

Слои (см)		Озеро Ласси-лампи									
		число экземпляров						вес в мг			
		Pisidium	Oligochaeta	Chironomus plumosus	Karelia	Tanypus	Всего	Pisidium	Oligochaeta	Chironomidae	Всего
Вода		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Иловой монолит	0—2	3	2	6	29	1	41	9	2	25	36
	2—4	—	2	—	2	—	4	—	3	3	6
	4—6	—	—	—	1	—	1	—	—	2	2
	6—8	—	—	—	1	—	1	—	—	2	2
	8—10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	10—14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	14—18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	18—22	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего . .		3	4	6	33	1	47	9	5	32	46

На всех трех станциях в оз. Ласси-лампи наблюдается резкий максимум фауны в слое 0—2 см, т. е. у самой поверхности ила. До 14 см доходят только Oligochaeta. Остальные формы не найдены в илу ниже 8 см.

Озеро Ваяко-ярви, 2.IX. 1935 г.

Озеро евтрофное, очень сильно дистрофируемое прилегающим болотом. Глубины небольшие, максимальная глубина немного более 6 м. В конце зимы наблюдается полное исчезновение кислорода у

...тлый глинисты ил с большим количеством черных фрагментов Equisetum, 10 монолитов, ...щадь 229 см²

...мба												
...ров					Вес в мг							
...nomus	Polypedilum	Eutanytarsus gregarius	Tanypus	Всего	Sialis	Hydracarina	Pisidium	Sphaerium	Valvata	Oligochaeta	Chironomidae	Всего
	1	—	—	15	—	—	14	17	—	—	2	33
	20	1	—	184	—	3	441	55	20	16	45	580
	3	—	1	65	16	—	95	23	—	34	24	192
	—	—	—	11	—	—	4	—	—	17	2	23
	—	—	—	7	—	—	—	—	—	13	7	20
	—	—	—	5	—	—	—	—	—	12	—	12
	—	—	—	4	—	—	—	—	—	7	3	10
	—	—	—	5	—	—	—	—	—	12	—	12
	24	1	1	296	16	3	554	95	20	111	83	882

дна. Вода коричневого цвета. Грунт темнокоричневый с массой детрита. Основные формы бентоса, ниже 2,5 м, Chironomus plumosus и Chironomus semiredictus. Выше 2 м преобладает Tanytarsus lr. pedicellifera. На всех глубинах есть Pisidium. В летнее время сильно развивается Oligochaeta.

Таблица 23. Станция I, глубина 6,3, температура 14,6°; O_2—5,82 мг/л, грунт—темнокоричневый, с большим количеством детрита, 10 монолитов, общая площадь 229 см²

Слои (см)	Озеро Ваяко-ярви								
	число экземпляров					вес в мг			
	Pisidium	Oligochaeta	Chironomus semireduct.	Chironominae gen. № 10	Всего	Pisidium	Oligochaeta	Chironomidae	Всего
Вода	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Иловой монолит 0—2	6	6	14	—	26	13	16	62	91
2—4	1	12	1	—	14	1	28	11	40
4—6	1	5	1	—	6	—	22	13	35
6—8	—	—	1	—	2	15	—	7	22
8—10	—	—	—	1	1	—	—	3	3
10—14	—	—	—	—	—	—	—	—	—
14—18	—	1	—	—	1	—	5	—	5
18—22	—	1	—	—	1	—	1	—	1
Всего	8	25	17	1	51	29	72	96	197

Таблица 24. Станция II, глубина 2,5 м, O_2—8,44 мг/л, грунт — темнокоричневый ил с детритом, 10 монолитов, общая площадь 229 см²

Слои (см)		Озеро Ваяко-ярви														
		число экземпляров											вес в мг			
		Caënis	Pisidium	Oligochaeta	Chironomus semireduct.	Cryptochironomus	Chironominae gen. № 10	Curwaria	Tanytarsus pedicellifera	Pseudochironomus	Tanypus	Всего	Caënis	Pisidium	Oligochaeta	Chironomidae	Всего
Вода		—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	2	—	—	—	1	1
Иловой монолит	0—2	1	6	6	—	1	1	14	15	8	5	57	1	14	7	13	35
	2—4	—	1	2	—	—	—	—	1	—	2	6	—	12	3	8	23
	4—6	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	2	—	—	4	46	50
	6—8	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	8—10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	10—14	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	14—18	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего		1	7	9	1	1	1	14	18	8	7	67	1	26	14	68	190

Таблица 25. Станция III, глубина 1,6 м, температура 15,2°, O_2—8,57 мг/л² грунт — темнокоричневый грубодетритный ил, 10 монолитов, общая площадь 229 см²

Слои (см)		Озеро Ваяко-ярви										
		число экземпляров							вес в мг			
		Caënis	Asellus	Oligochaeta	Cryptochironomus	Polypedilum	Tanypus	Всего	Caënis	Asellus	Oligochaeta	Chironomidae	Всего
Вода		1	—	1	—	—	—	2	1	—	1	—	2
Иловой монолит	0—2	—	4	13	2	3	1	23	—	15	15	2	32
	2—4	—	1	2	—	—	—	3	—	1	8	—	9
	4—6	—	1	5	—	—	—	6	—	3	20	—	23
	6—8	—	—	3	—	—	—	3	—	—	13	—	13
	8—10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	10—14	—	—	3	—	—	—	3	—	—	18	—	18
	14—18	—	—	1	—	—	—	1	—	—	2	—	2
	18—22	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Всего		1	6	28	2	3	1	41	1	19	77	2	99

На всех трех станциях в озере Ваяко-ярви максимальное число экземпляров животных найдено в слое 0—2 см. Общая биомасса не дает такой картины, что обусловлено обитанием крупных личинок Chironomus в более глубоких слоях. Большинство форм зарывается в ил не ниже 6—8 см, и только Oligochaeta найдены до глубины в 22 см.

IV. ОБЗОР СТРАТИФИКАЦИИ В ТОЛЩЕ ИЛА ОТДЕЛЬНЫХ ФОРМ И ГРУПП БЕНТОСА, ВСЕЙ СОВОКУПНОСТИ ДОННОЙ ФАУНЫ И ОБЩЕЙ БИОМАССЫ

Chironomus plumosus — Чайное озеро, станции 1, II, III, IV, V, VII, VIII; Корози-ламба, станции I, II; Ласси-лампи, станции II, III,

Максимум личинок Chironomus plumosus в разных озерах и на разных станциях найден на различной глубине. Часто он располагается в слое 0—2 см(Чайное—станция I, Корози—станция I, Ласси-лампи—станция III), часто и глубже. Например, на станции III в Чайном озере он был в слое 2—4, а на станциях II и IV, в том же озере, в слое 6—8 см. Я попытался сопоставить глубину положения максимума с величиной личинок, но не мог найти различий в стратификации для личинок разных размеров. Вероятно, отличия могут быть вскрыты, если они есть, на большем материале, собранном в одном месте и единовременно.

Ленц (1931) говорит, что крупные личинки Chironomus идут в ил глубже всех остальных животных дна. Как увидим дальше, в моем материале Oligochaeta были найдены глубже, чем личинки Chironomus plumosus.

Chironomus semireductus — Ваяко-ярви, станции I, II; Корози-ламба,станция I. Судя по станции I в Ваяко-ярви, максимум Chir. semireductus в слое 0—2 см. Ниже 8 см эта форма не найдена. Chir. semireductus более требователен к кислороду, чем. Chir. plumosus (Липина, 1929). Возможно, что именно поэтому Chir. semireductus сконцентрирован главным образом у поверхности ила.

Cryptochironomus — Чайное озеро, станции V, VII, VIII; Ваяко-ярви, станции II, III; Корози-ламба, станция II. Эта форма не образует резкого скопления в каком-нибудь одном слое, распределяясь понемногу от самой поверхности до самых глубоких слоев ила обследованных мной озер, а именно личинки были найдены и в слое 18—22 см.

Chironominae genuinae № 10 (Липина, 1926)— Чайное озеро, станции V, VII; Ваяко-ярви, станции I, II. Личинки найдены понемногу, от поверхности до 10 см. Слабый намек на концентрацию в верхнем слое можно видеть на станции V Чайного озера.

Microchironomus laccophilus—Чайное озеро станции V, VII; Корози-ламба, станция II. Личинки встречаются только до 6 см, заметно концентрируясь у самой поверхности ила.

Limnochironomus — Корози-ламба, станция II. Найден только до глубины 4 см. Явственный максимум в слое 0—2 см.

Glyptotendipes gripekoveni — Ласси-лампи, станция II; одна личинка найдена в слое 4—6 см.

«Chironomaria, тип озера Круглого» (Липина, 1928)—Чайное озеро станция VIII; Корози-ламба, станция I. В озере Чайном одна личинка найдена в слое 8—10 см, концентрация у поверхности ила.

Curvaria minuta — Ваяко-ярви, станция II. Все 14 личинок были найдены в слое 0—2 см.

Allochironomus — Чайное озеро, станция VIII; Корози-ламба, станция II. В озере Чайном была поймана одна личинка в слое 0—2 см. В Корози-ламбе все личинки были в слое 0—6 см, с резким максимумом у поверхности ила.

Polypedilum — Чайное озеро, станции IV, V, VI, VII, VIII; Корози-ламба, станция II; Ваяко-ярви, станция III. Ниже 8 см эта форма не встречена ни разу. Во всех случаях наблюдался очень резкий максимум в слое 0—2 см.

Sergentia — Лайдика, станции I, II, III; Ласси-лампи, станция II. Отдельные экземпляры встречены глубоко в илу, даже в слое 18—22 см. Но в то же время есть ясный максимум у самой поверхности ила.

Stictochironomus — Лайдика, станции I, II, III. Стратификация очень сходна со стратификацией Sergentia. Отдельные личинки опускаются до 18 см. Главная же масса резко собирается в слое 0—2 см.

Tanytarsus Attersee — Чайное озеро, станции V, VII, VIII.

Tanytarsus lr. pedicellifera — Чайное озеро, станция VII; Ваяко-ярви, станция II.

Eutanitarsus gregarius—Чайное озеро, станции V, VI, VII; Корози-ламба, станция II.

Eutanytarsus inermipes — Лайдика, станции I, II, III.

Pseudochironomus—Ваяко-ярви, станция II.

Все Tanytarsaria обнаруживают в стратификации большое сходство друг с другом. Все эти формы резко концентрируются у поверхности ила. Tanytarsus Attersee и Eutanytarsus gregarius отдельными экземплярами найдены до 10 см; Eutanytarsus inermipes до 8 см; Tanytartus lr. pedicellifera до 4 см и Pseudochironomus—только в слое 0—2 см.

Trichocladius algarum — Чайное озеро, станция VIII. Одна личинка в слое 0—2 см.

Cricotopus—Чайное озеро, станция VIII. Одна личинка в слое 4—6 см.

Pelopia costalis — Лайдика, станция I. Одна личинка в слое 0—2 см.

Tanypus — Чайное озеро, станции IV, V, VI, VII, VIII; Лайдика — станции I, II, III; Корози-ламба, станции II; Ласси-лампи, станции II, III; Ваяко-ярви, станции II, III. Из многочисленных личинок Tanypus только одна была найдена в слое 8—10 см и две в слое 6—8 см. Все остальные личинки были встречены выше 6 см. Часто наблюдалось скопление Tanypus в слое 0—2 см. Ленц относит Tanypys к обитателям верхнего слоя ила, что вполне совпадает с моими данными. Относительно цифрового материала Ленца отметим следующее: в 3 случаях (табл. III, VI и XIV) Tanypinae были только в слое 0—6 см; в 2 случаях (табл. II и XIII) и в верхнем и в среднем слоях, до глубины 12—14 см; в 2 случаях только в средних слоях (табл. IV, XVII); в 1 случае (табл. XVIII) они были найдены во всех слоях от поверхности ила до глубины в 20 см.

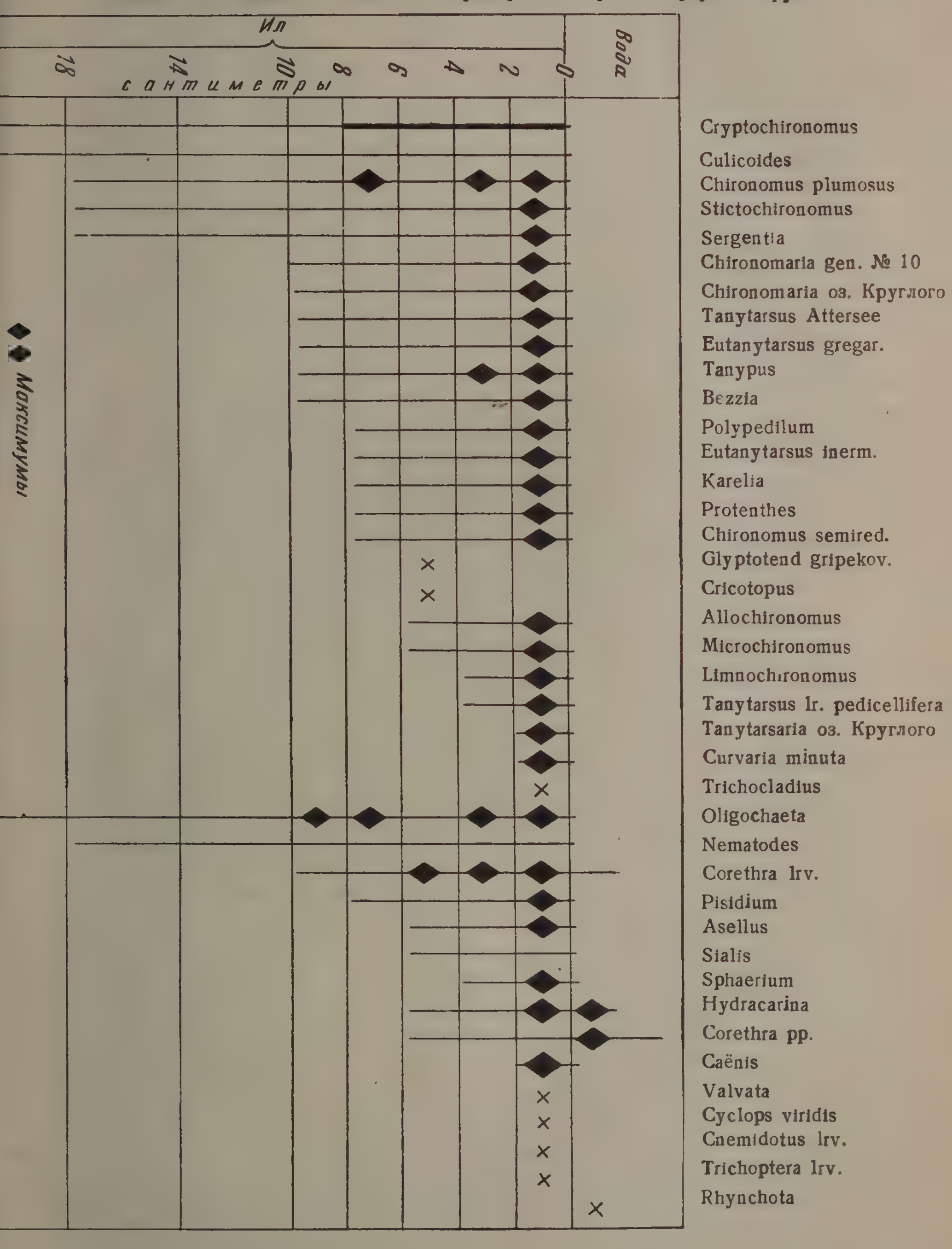
Protenthes — Чайное озеро, станции IV, V, VII, VIII. Резкий максимум обнаружен в слое 0—2 см. Единичные личинки спускаются в ил до глубины 8 см.

Bezzia — Чайное озеро, станции VI, VII. Немногочисленные личинки найдены преимущественно в слое 0—2 см. Один экземпляр отмечен в слое 8—10 см.

Culicoides — Чайное озеро, станции IV, V, VI, VII, VIII. Подобно личинкам Cryptochironomus, немногочисленные личинки Culicoides не образуют скоплений в каком-нибудь одном слое и встречались понемногу от поверхности ила до 22 см.

Corethra (личинки)—Чайное озеро, станции I, II, III, IV; Корози-ламба, станция I; Ласси-лампи, станции I, II. К сожалению, моменты сбора основного материала совпали со временем максимального вылета Corethra и материала получено немного. Поэтому разберем дополнительный материал, собранный в мае 1935 г. Максимальное скопление личинок, в дневное время, отмечено в слоях 0—2 и 2—4 см. Только в одном случае (Чайное озеро, станция II) наблюдался резкий максимум в слое 4—6 см. Интересно отметить, что резкий максимум в слое 0—2 см дали молодые личинки длиной 6—7 мм (Чайное озеро, станция III). В ночное время наблюдалось легкое смещение максимума к поверхности ила. Граница проникновения в ил ни разу не была ниже 12 см. И Ленц (1931) и Боруцкий (1934) отмечают, что Corethra зарывается в ил. В некоторых пробах Ленц находил Corethra очень глубоко в илу. Он считает причиной погружения в ил личинок Corethra реакцию «испуга» (Schräckreaction). Подробно этот вопрос изложен в специальной ра-

Таблица 26. Сводная таблица по стратификации разных форм и групп



боте. Здесь же отметим предварительно, что погружение личинок Corethra в ил есть явление нормальное и постоянно происходит в естественных условиях.

Куколки — Чайное озеро, станции I, II, III. Небольшое число экземпляров резко сконцентрировано преимущественно над поверхностью ила, и лишь немногие экземпляры заходят в ил, спускаясь до 6 см. Несколько раз мне пришлось видеть активное погружение куколок в ил. Находка нескольких куколок во взятых пробах еще не говорит о месте обитания главной массы куколок, но возможно, по окуклении Corethra держится у дна и лишь спустя некоторое время переходит в планктон.

Caenis — Чайное озеро, станция VIII; Ваяко-ярви, станции II, III. Две личинки найдены в слое 0—2 см и одна над илом.

Rhynchota — Чайное озеро — станции V, VIII. Два экземпляра найдено в воде над илом.

Sialis — Чайное озеро, станции V, VIII; Корози-ламба, станция II. Небольшое число экземпляров найдено в слое 0—6 см.

Trichoptera — Чайное озеро, станция V. Одна личинка в слое 0—2 см.

Cnemidotus (личинки) — Чайное озеро, станция VIII. Одна личинка в слое 0—2 см.

Asellus aquaticus — Ваяко-ярви, станция III. Шесть экземпляров в слое 0—6 см, из них 4 в слое 0—2 см.

Cyclops viridis — Чайное озеро, станция VIII. Один экземпляр в слое 0—2 см.

Hydracarina — Чайное озера, станции IV, V, VI VII, VIII; Корози-ламба — станция II. Во всех случаях Hydracarina найдены выше 6 см. Резкий максимум Hydracarina лежит или в слое 0—2 см, или в воде над илом. Ленц относит Hydracarina к обитателям верхнего слоя.

Valvata — Чайное озеро, станция VII; Корози-ламба, станция II. Все три экземпляра найдены в слое 0—2 см.

Sphaerium — Корози-ламба, станция II. Найдены в слое 0—4 см, причем большая часть в слое 0—2 см.

Pisidium — Чайное озеро, станции III, IV, VI, VII, VIII; Лайдика — станция III; Корози-ламба, станция I, II; Ласси-лампи, станции II, III; Ваяко-ярви, станции I, II. Ниже 8 см Pisidium не найдены. В большинстве случаев обнаружен резкий максимум, расположенный в слое 0—2 см. Ленц (1931) совершенно справедливо относит всех моллюсков к обитателям верхнего слоя грунта; вывод этот вполне совпадает с моими данными. Из 259 экземпляров Pisidium 186 найдены мной в слое 0—2 см. Если же мы обратимся к таблицам Ленца, то увидим нечто иное. Какой толщины слой ила Ленц называет верхним, остается неясным. В табл. VI, для Большого Пленского озера мы имеем следующее: 10 Pisidium в слое 0—8 см и 9 в слое 7—14 см, т. е. почти половина Pisidium найдена ниже 8 см. Следовательно, в этом случае Pisidium нельзя отнести к обитателям верхнего слоя. Серия из Selenter See (табл. XV) дала очень ясный максимум в слое 4—6 см и границу проникновения на 12 см. Лишь одна серия из Selenter See (табл. XVI) дает Ленцу полное основание отнести Pisidium к обитателям верхнего слоя (0—6 см 38 экземпляров и 6—12 см 2 экземпляра). Выявленное же несоответствие между нашими данными и выводами Ленца, может быть, говорит нам о недостатках методики Ленца. Возможно, что тяжелые раковинки при легком покачивании прибора погружаются, тонут в илу чисто механически, и это создает искаженное представление о стратификации Pisidium.

Oligochaeta — Чайное озеро, станции II, III, IV, V, VI, VII, VIII; Лайдика, станция I; Корози-ламба, станции I, II. Несомненно, эта

группа в нашем случае является сборной. Все же, за некоторыми исключениями, намечается общая картина стратификации. Часто Oligochaeta очень глубоко закапываются в ил и в некоторых случаях несомненно глубже, чем это могло быть установлено исследованием, т. е. ниже 22 см. Максимум обычно располагается у поверхности ила или в слое 2—4 см. Но на некоторых станциях был отмечен максимум в слоях 6—8 и 8—10 см (Чайное озеро, станции II и VIII). Ленц (1931) считает, что Oligochaeta проникают в ил не так глубоко, как крупные личинки Chironomus. По моим данным получается обратное. Oligochaeta закапываются глубже, чем личинки Chironomus.

Nematodes—Чайное озеро, станции V, VI, VII, VIII. Найдено небольшое число экземпляров. Чаще они встречены в верхних слоях ила, но единичные Nematoda найдены до глубины в 18 см. Все изложенные данные по отдельным формам и группам сведены в сводной таблице (табл. 26).

Таблица 27. Число экземпляров и вес бентоса, найденн

		Число экземпляров												
Водоем		Чайное озеро								Лайдика			Короз ламб	
№ станции		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	I	II	III	I	
Слой, см \ Глубина в м		9,6	8,2	7,0	6,5	4,5	4,5	4,5	2,2	30,5	17,0	11,0	7,0	2
Вода														
Ил	0	7,7	5,5		1,5	3,6	18,5	10,2	5,1	3,1	3,2	2,2	7,1	
	2	61,5	18,8	36,5	16,2	63,6	63,0	77.4	55,4	65,6	70,9	73,4	63,4	6
	4	76,9	35.5	73,9	45,1	84,2	77,8	88,5	70,1	81,3	90,3	86,8	79,5	8
	6	76.9	55.2	89,7	63,5	93,9	85,2	95,2	81,6	90,7	100	91,2	88,4	9
	8	100	77,0	95,6	78,5	98,0	88,9	97,0	88,0	93,8		95,6	95,5	9
	10		91,5	96,6	87,7	99,5	88,9	97,9	95,6	93,8		95,6	100	9
	14		100	99,5	96,2	100	92,6	99,2	98,8	93,8		95,6		9
	18			100	99,6		96,3	99,6	99,4	96,9		100		10
	22				100		100	100	100	100				

После всего изложенного должно быть ясно, что стратификация всей совокупности фауны и по числу экземпляров и во весу определяется комплексом форм, образующих фауну данной станции. Если мы имеем преимущественно формы, концентрирующиеся в поверхностных слоях, то и общее число экземпляров и общая масса будут располагаться главным образом у поверхности ила. Если же главную роль в месте исследования играют Oligochaeta или Chironomus plumosus и Corethra, мы получим более глубокое положение максимума и большую толщу ила, населенную организмами. Если обратиться к табл. 27, видно, что в большинстве случаев я имел более 50% фауны в самом верхнем слое ила 0—2 см и ни разу глубже, чем 0—6 см. На 6 станциях из 19 животные найдены по всей длине монолитов, т. е. можно предположить, что часть животных была и глубже 22 см и осталась неучтенной. Но по характеру стратификации бентоса на этих 6 станциях можно с уверенно-

стью сказать, что если недолов и был, то он должен выразиться в единичных экземплярах. Поэтому с минимальной долей условности можно принять, что в настоящей работе практически учтена вся фауна.

Сравним полученные мной данные с основным выводом Боруцкого о стратификации биомассы. Нельзя согласиться с Боруцким (1932) в том, что илы большинства исследованных озер Карельской АССР, Финляндии, Скандинавии, Северной Америки и Японии сходны по консистенции с илами Белого озера в Косине. Разницей плотности илов в первую очередь и можно объяснить разницу между моими результатами и результатами Боруцкого (1935). В Белом озере летом около 50% биомассы погружены в ил глубже 10 см. В исследованных мной озерах в большинстве случаев более 50% биомассы расположено выше 2 см и ни разу не найдено глубже 6 см. Разумеется, эта разница обусловлена и разницей в комплексе форм, населяющих дно. Несомненно, что во многих озерах мы будем иметь иную стратификацию биомассы, чем в Белом озере.

ыше сечений монолитов и выраженные в процентах

В е с																	
асси-лампи			Ваяко-ярви			Чайное озеро	Лайдика			Корози-ламба		Ласси-лампи			Ваяко-ярви		
I	II	III		II	III	III	I	II	III	I		I	II	III	I	II	III
,0	8,5	4,5	6,5	2,5	1,6	7,0	30,5	17,0	11,0	7,0	2,0	14,0	8,5	4,5	6,5	2,5	1,6
	3,0	4,9					1,1	4,8	1,1	6,7	3,7		0,9	2,0			
,0	88,1	61,0	65,4	58,1	87,2	20,9	57.9	77,4	64,9	44,8	69,4	46,2	33,0	34,3	64,0	44,4	78,3
,4	97,0	68,3	84,7	77,4	95,8	61,3	76,8	96,8	81,9	54.9	91,2	66.2	54,1	43,4	84,0	65,8	91,4
,1	100	83,0	88,5	90,3	97,9	83,3	88,4	100	90,4	76,6	93 8	84,0	100	66,6	90,0	95,7	95,7
,0		90,3	92,3	100	100	95,1	90,5		93,6	94,9	96,1	95,2		79,7	94,0	100	100
,0		90,3	92,3			96,6	90,5		93,6	100	97,5	96,8		79,7	94,0		
,0		97.6	100			99,8	90,5		93,6		98,6	96,8		97,8	100		
,0		100				100	95,8		100		100	99,4		100			
0							100					100					

Нужно надеяться, что прекрасная методика, разработанная Перфильевым, позволяющая изучать свойства илов по слоям, и результаты, полученные при помощи этой методики, будут вскоре опубликованы, и мы сможем изучать стратификацию бентоса, базируясь на точных данных по стратификации физико-химических свойств грунтов. Но и в ожидании этих данных совершенно необходимо продолжать изучение стратификации бентоса, причем направленность работы мне рисуется в следующем виде.

1. Накопление данных по стратификации разных групп и форм.

2. Изучение стратификации одной формы на разных грунтах.

3. Сравнение стратификации разных возрастных стадий одной формы.

4. Дальнейшее изучение сезонных изменений стратификации.

5. Изучение связи между физико-химическими факторами среды

над самым дном и характером стратификации. В первую очередь это касается кислорода, сероводорода и температуры.

ПРАКТИЧЕСКИЕ ВЫВОДЫ

Несомненно, что при обычных количественных исследованиях бентоса улавливаются не вес экземпляры животных тех групп, которые учитываются при определении биомассы дна водоемов. Малая модель дночерпателя Экмана-Берджа, дночерпатель Петерсена, количественная драга Домрачева—все эти приборы на мягких грунтах берут не более 15 см, а следовательно, не долавливают глубоко живущих Oligochaeta и личинок Chironomus. Ленц (1931), Боруцкий (1934) и сам автор дночерпателя Экман (1933) согласно считают высоту малой модели дночерпателя Экмана-Берджа совершенно недостаточной и предлагают повышение корпуса сантиметров до 30—40. Соответственно высоте увеличится и вес прибора, и дночерпатель будет глубже проникать в ил. На плотных грунтах, без оттяжеления дночерпатель берет значительно меньше грунта, чем на мягких илах. Но на плотном грунте, повидимому, и животные сконцентрированы в более поверхностных слоях, и учет будет достаточно полным при захвате всего лишь нескольких верхних сантиметров грунта.

Несколько лучше работа большой модели дночерпателя Экмана-Берджа. Этот прибор на мягких илах берет сантиметров 18—20 и поэтому в некоторых озерах работа с ним допустима. Но, конечно, и у этой модели необходимо повысить корпус.

Полный учет фауны должны давать дночерпатель Ланга (Lang, 1930), модель Боруцкого (Боруцкий, 1932) и новая модель Экмана (Ekman, 1933). Все эти приборы обладают высотой, обеспечивающей полный учет донной фауны. Новая модель Экмана имеет солидный вес в 35 кг без грунта и, конечно, применима в лимнологической практике лишь в исключительных случаях при работе с большого судна.

Изучение стратификации бентических животных в илу имеет непосредственное рыбохозяйственное значение. Ленц указывал, что животные, обитающие глубоко в илу, не могут быть съедены рыбами. Очень детально и обстоятельно этот вопрос освещен работой Боруцкого 1935 г. Вопрос о степени доступности бентоса для рыб сложный. Несомненно, что почти каждое из животных бентоса в течение своей жизни бывает некоторое время у поверхности или даже на поверхности ила, но в каждый данный момент значительная часть бентоса скрыта под поверхностью грунта. Поэтому следует различать массу «реальную», доступную рыбному стаду в любой момент, от общей биомассы или массы «потенциальной». Судя по результатам настоящей работы, «реальная» масса составляет очень часто более половины массы «потенциальной».

Из сказанного ясно, что при оценке кормности дна необходимо учитывать не только общее количество бентоса водоема, но и стратификацию бентических животных в толще дна.

ЛИТЕРАТУРА

1. Alsterberg, Sodr. Sver. Fiskerifor, 3—4, 1922.—2. Bause, Arch. f. Hydrobiol., Suppl. Bd. 11, Lief. 1, 1914.—3. Боруцкий, Тр. лимнологической станции в Косине, в. 15, 1932.—4. Боруцкий, Тр. лимнологической станции в Косине, в. 17, 1934.—5. Боруцкий, Тр. лимнологической станции в Косине, в. 20, 1935/36.—6. Домрачев, Русск. гидробиологический журнал, т. III, № 6—7, 1927.—7. Ekman, Intern. Revue d. ges. Hygrob., Bd. 34, H. 2, 1933.—9. Lang, Arch. für Hydrob., Bd. 21, 1930.—9. Lenz, Verh. d. Internat. Verein für Limnologie, 1923.—10. Lenz, Verh. d. Internat. Verein. f. Limnol., Bd. V, 1 Teil, 1931.—11. Липина, Раб. Окской биологической станции, т. IV, 1926.—12. Липина, Личинки и куколки хирономид. Эко-

логия и систематика, 1928.—13. Molander, год не указан. Svenska Hydrografisk. Biolog. Kommiss. Skrift., Ny Serie. Hydrografi VI.—14. Petersson, год не указан. Svenska Hydrograf. Biolog. Kommiss. Skrift., Ny Serie, Hydrografi VI.—15. Potthast, Arch. für Hydrob., Suppl., Bd. 11. Lief. 2, 1915.—16. Rieth, Arch. für Hydrob., Suppl. Bd. 11, Lief, 2. 1915.—17. Rzoska, Verh. d. Internat. Vereinig f. Limnolog. Bd. V, 1 Teil, 1931.—18. Черновский, Инстр. по биологическому исследованию вод. Часть II, разд. А, в. 1—4, 1931.

THE VERTICAL DISTRIBUTION OF ANIMALS IN THE BOTTOM OF SOME LAKES IN THE VICINITY OF LENINGRAD

by A. Chernovsky

(FROM THE WORK OF THE STATE HYDROLOGICAL INSTITUTE)

Summary

The present work was carried out by means of some modified methods of Rzóska and Perfiliev. Stratometrical tubes with an inside diameter of 54 mm, i. e. larger than usual, were used with the purpose of saving time.

The collection of the material was performed in August, 1933, in lakes Chainoe, Laidika, Vayako-yarvi and Lassi-lampi (12 stations, 137 monoliths). For materials collected in the year 1935, not only the number of specimens, but also the weight of organisms in groups was determined.

Lake Chainoe (Tables 9—14) (270 monoliths, area 3769 sq. cm.). For station II—VII a direct relation between the depth of the occurence of the whole fauna's maximum and the depth of the station may be clearly seen. The lower limit of the penetration into the mud lies probably beneath 22 cm. The chief mass occupies everywhere the upper 14—18 cm. The maximum of most forms is found in the layer of 0—2 cm. Culicoidinae, Cryptochironomus, Chironomus plumosus and Oligochaeta penetrate most deeply of all.

Laidika (Tables 15, 16, 17) (27 monoliths, area 618 sq. cm.). The fauna is sharply concentrated in the layer of 0—2 cm. The maximum of all forms obtained lies also there, Stictochironomus and Sergentia being the only species descending below 8 cm.

Korozi-lamba (Tables 18 and 19) (30 monoliths, area 458 sq. cm.). The bulk of the fauna inhabits the layer of 0—2 cm. Most forms were not found below the depth of 6 cm. Chironomus plumosus and particularly Oligochaeta sink deeper into the mud than all otherforms.

Lassi-lampi (Tables 20, 21, 22) (20 monoliths, area 687 sq. cm.). At all stations a sharp maximum of the fauna is found in the layer of 0—2 cm. Oligochaeta are the only form descending as low as 14 cm., while all the others did not occur beneath 8 cm.

Vayako-yarvi (Tables 23, 24, 25) (30 monoliths, area 678 sq. cm.). At all stations the maximum number of animals is present in the layer of 0—2 cm. Most forms descend no deeper than 6—8 cm., except Oligochaeta that were found to the depth of 22 cm. The stratification of various forms of Chironomidae is very dissimilar. The forms encountered by the author fall into three groups according to their stratification.

Group I, composed of Ch. plumosus, Cryptochironomus and Culicoides penetrates into the mud to the depth of 21 cm., and either shows no sharp maximum in any definite layer or (Ch. plumosus) or gives a maximum often lying a few cm. under the mud surface.

Group II, comprising Strictochironomus and Sergentia, penetrates deep into the mud, but gives a maximum at the surface of the latter in the layer of 0—2 cm.

Group III, including all the remaining forms, does not penetrate into the mud deeper than 10 cm. and gives a sharp maximum in the uppermost mud layer of 0—2 cm.

A certain correlation between the stratification of forms in the mud and their distribution in eutrophic lakes is plainly visible. A maximum accumulation of the Corethra larvae was detected in the layers of 0—2 and 2—4 cm., without being ever found beneath 12 cm.

In all cases Hydracarina were discovered above 6 cm. with a sharp maximum in the layer of 0—2 cm. or in the water above the mud.

Pisidium were not found below 8 cm., the maximum being mostly present in the layer of 0—2 cm.

Doubtless the lower limit of the Oligochaeta penetration into the mud lies in some cases deeper than it was possible to establish in the investigation, i. e. beneath 22 cm. The maximum usually occurs in the layer either of 0—2 or 2—4 cm.; at some stations it was noted in the layer of 6—8 and 8—10 cm. For most groups and forms (other than Chironomidae) the maximum falls on the layer of 0—2 cm., occuring only in case of Oligochaeta and Corethra in deeper layers. The depth of penetration into the mud is very different in various groups, Oligochaeta, Nematoda and Chironomidae being those which penetrate to the greatest depth. Corethra were detected as low as 10 cm., while all the others did not descend beneath 8 cm. Just as for Chironomidae, it is possible to notice with regard to the remaining forms a direct correlation between the depth of their habitat in the lake and the character of their stratification in the mud. The stratification of the total fauna and its general biomass is determined by the complex of forms they comprise. In most cases the author found 50 per cent of fauna in the layer of 0—2 cm. and never deeper than in the upper six cm. At 6 stations out of 19 the animals were found over the whole length of monoliths and it may be supposed that a part of them being below 22 cm. remained unrecorded.

The study of the animal stratification in the mud indicates that the whole mass of the benthos is not always accessible to the fish population of a lake. In evaluating the productivity of the bottom, it is necessary to take into account not only the total amount of the benthos, but its stratification in the mud as well. A distinction ought to be made between the biomass accessible to fishes and the general biomass of the lake battom.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 6

РАСПРОСТРАНЕНИЕ НЕКОТОРЫХ РАКООБРАЗНЫХ MYSIDACEA, CUMACEA) И ЛИМАННЫХ МОЛЛЮСКОВ В УСТЬЯХ РЕК И ОТКРЫТЫХ ЛИМАНАХ СЕВЕРНОГО ПРИЧЕРНОМОРЬЯ

А. К. Макаров

Одесса

Хорошо известно, какой большой интерес в изучении вопросов, связанных с распространением и экологией сарматских форм, представляют лиманы и устья рек Северного Причерноморья. В этом направлении сделано много ценных наблюдений, в целом дающих нам картину сарматской фауны, обитающей в настоящее время в наших водах: работы Совинского (13, 14), Остроумова (11), Куделина (7), Белинга (2), Линдгольма (8), Паули (12) и др.

Однако, как показали наши исследования, многое по затронутому вопросу известно еще недостаточно хорошо. Последнее особенно справедливо для Днестровского лимана и реки Днестра.

В настоящей заметке приводится ряд наблюдений по распространению и экологии мизид, кумацей и лиманных моллюсков низовьев Буга, Днепра и Днестра, как известно, в основе своей представленных сарматскими формами.

Для исследованных водоемов приводятся все представители группы мизид и кумацей. В отношении моллюсков мы ограничиваемся только лиманными формами. Нашими исследованиями полностью охвачен Днепро-Бугский лиман. Днестровский лиман изучался только в восточной половине. Низовье реки Днепра охвачено до Ингульца, Буг—до Александровки и Днестр—немного выше Тирасполя.

Во время исследований применялись различного рода орудия лова; драги, тралы, дночерпатели и пр. Большое количество ракообразных собрано в прибрежной полосе водоемов при помощи драги и трала Остроумова.

Материал изучался в гидробиологической лаборатории УкрНИРО и в зоотомическом кабинете Одесского университета. На протяжении ряда лет я был командирован в Зоологический институт Всесоюзной Академии Наук. Большую помощь и внимание работе оказали старшие зоологи института В. М. Рылов и покойный В. А. Линдгольм.

На основании наших исследований количество лиманных форм моллюсков в бассейнах Днепра, Буга и Днестра равно девяти. Ниже мы приводим список моллюсков с указанием мест их обитания в бассейнах Буга, Днепра и Днестра (табл. 1).

Как видно из списка, в фаунах моллюсков Днепра—Буга и Днестра наблюдаются некоторые различия. Исключительно Днепро-Бугскому лиману присущи Dreissena bugensis и Clessiniola variabilis. Последняя в Днестровском лимане найдена лишь в виде раковин отмерших моллюсков. Распределение приведенных девяти форм моллюсков в лиманах и самих реках неодинаково.

В живом состоянии только в лиманах, наряду с прочими моллюсками, найдены Adacna relicta, A. fragilis, Clessiniola variabilis и Dreissena bugensis. Остальные моллюски встречены как в лиманах, так и

Таблица 1

	Бассейны Днепра и Буга		Бассейн Днестра	
	живые	отмершие	живые	отмершие
Monodacna colorata Eichw.	×		×	
Adacna fragilis Mil.	×		×	
Adacna relicta Mil.	×		×	
Dreissena polymorpha Pall.	×		×	
Dreissena bugensis Andr.	×			
Micromelania lincta Mil.	×		×	
Clessiniola variabilis Eichw.	×			×
Caspia gmellini Dyb.	×		×	
Teodoxus palassi Lindholm [1]	×		×	

в устьях одноименных рек. Dreissena polymorpha обитает всюду в реках, как известно, поднимаясь по ним вверх очень высоко. Створки A. relicta и A. fragilis и раковины Clessiniola обнаружены в речных отложениях вне лиманов.

Из двустворчатых представляет интерес нахождение большого числа живых экземпляров A. relicta. До недавнего времени эта форма была известна у нас только из Днестровского лимана. Эта адакна обитательница тонкого илистого грунта Днестровского лимана. В Бугском лимане количество A. relicta меньше, чем в Днестровском. В последнем она распределяется в северной половине лимана вплоть до устья реки.

Monodacna colorata обычна в фауне открытых лиманов. Она широко распространена в устьях рек и некоторых озерах. В Днепре и озерах эта форма обнаружена вплоть до реки Ингульца. В реке Буг она доходит до Новой Одессы. В Днестровском лимане этот моллюск широко распространен; судя по наличию массы створок молодых особей, условия существования для него не вполне благоприятны. В некоторых же озерах [Белое, Путрино, Кучурганский лиман (6)], связанных с Днестром, большое количество гигантских экземпляров свидетельствует не только о широком распространении его в пресных водах Днестра, но и о благоприятных условиях для его жизни. В озерах монодакна всюду придерживается мест с песчано-ракушечным грунтом и с некоторой проточностью воды. Во всех озерах основные места ее обитания приурочены к тем частям, которые связаны с рекой (Днестром и Турунчаком). В озерах, как и в лимане, монодакна обитает в сообществе с Dreissena polymorpha.

Гастропода Micromelania по характеру распространения во многом схожа с монодакной. Микромелания обитает по всему Днепро-Бугскому лиману, входя совместно с монодакной в реки Днепр и Буг. Большое количество микромеланий найдено в озерах реки Днестра. Нигде в Днестровском лимане не обнаружено такого количества этих гастропод, как в пресноводном Кучурганском лимане. Здесь в малую озерную дражку попадало по нескольку сот крупных живых особей.

Clessiniola, как мы отметили, в живом состоянии обнаружена только в Днепро-Бугском лимане. Как большинство ракообразных и моллюсков каспийского типа, клессиниоля распространена в лимане очень неравномерно. Приглубые участки лимана с песчано-ракушечным грунтом и защищенные косами—обычные места ее обитания. В

[1] Полное сходство найденных нами форм с Teodoxus pallasi Lindholm до конца не выяснено.

пределах Днепро-Бугского лимана клессиниоля встречается как в участках с очень опресненной водой (0,089 г хлора на 1 л у устья Днепра), так и в участках с водой относительно большей солености (несколько граммов хлора на литр воды) в Бугском лимане и у Очакова. У гирл Днепра (Верхневяземский маяк) количество живых Clessiniola доходит до 1 850 экземпляров на 1 м² дна. Мертвые раковины встречены в большом количестве, доходя до 17 000 экземпляров на 1м² дна.

Изучая питание тарани (Rutilus rutilus heckeli) из восточной части Днепровского лимана осенью 1931 г., мы в кишечниках ее обнаружили большое количество клессиниоля, доходившее до 200 в одной рыбе. После работ Эйхвальда (4—5) и Дыбовского (3) никто не ревизовал описанных ими для Каспийского моря трех видов Clessiniola. Возможно, что при ближайшем изучении каспийских Clessiniola придется свести их только к одному, максимум двум видам. Очень вариирует у нее устройство раковины. Пока же среди клессиниоля из Днепро-Бугского лимана обнаружены в живом состоянии все три вида: Cl. variabilis Eichw., Cl. triton Eichw. и Cl. martensii Dyb. В приведенном списке мы их объединили под одним общим названием Clessiniola variabilis. Любопытно нахождение в устьях наших рек и лиманах неизвестного для фауны Азовско-Черноморского бассейна каспийского моллюска Caspia.

Милашевич (10) в сборах С. А. Зернова из Днепровского лимана (между Сталниславом и Днепром) обнаружил один мертвый почерневший экземпляр Caspia gmelini Dyb. Он отмечает, что принадлежность этой формы к современной фауне лиманов требует дальнейших подтверждений. Мертвые раковины Caspia известны и из отложений Черного моря (Архангельский) (1). По нашим исследованиям оказывается, что распространение этой гастроподы в наших водоемах едва ли уже, чем других каспийских форм. Наша каспия имеет незначительную величину (1,6—2,6 мм), благодаря которой она и была, вероятно, просмотрена предыдущими исследователями наших лиманов и рек.

Caspia gmelini Dyb. в живом состоянии обнаружена в лиманах Днестровском и Днепро-Бугском и в реках Днепре (до Херсона), Днестре (до с. Граденицы) и Буге (выше г. Николаева). Всюду она найдена в местах с песчано-ракушечным дном на глубинах до 6 м. В лиманах каспия обитает в окружении таких форм, как Clessiniola, Dreissena, Micromelania, Monodacna, реликтовые ракообразные и черви. В Бугском лимане она найдена в сопровождении ряда форм средиземноморского происхождения, каковыми являются Balanus (живые), Nereis, Iaera nordmanni и водоросль Melobesia. В этих частях лимана (Волжская и Русская косы) летом 1931 г. содержание хлора в воде доходило до 2 г на литр воды (у берега). В реках Днепре и Днестре, а также и в озерах последнего, где вода была почти пресной (до 20 мг хлоридов на литр воды), Caspia была находима наряду с каспийскими формами моллюсков, червей и ракообразных на фоне пресноводной фауны. Таким образом, каспия, как Micromelania и Monodacna, у нас является эвригалинным моллюском. Однако она не найдена в живом состоянии в участках лиманов, прилегающих к морю, и, наоборот, в более опресненных верховьях лиманов и озерах она оказывалась в больших количествах. Так, у с. Вяземки в Днепровском лимане на 1 м² обнаружено 800 живых экземпляров. В Днепре она найдена в самом русле. В Днестре встречены единичные экземпляры, в то время как в протоках озер (Белое, Путрино и др.), имеющих твердое дно и заметное на-глаз течение воды, она обитает в значительных количествах.

Дыбовский (3) приводит для Caspia gmelini следующие размеры: длина 1,6 мм и ширина 0,8 мм. Однако размеры каспийских рако-

вин несколько больше. Так, в любезно предоставленной нам для ознакомления В. А. Линдгольмом личной коллекции раковин (6 экземпляров) Caspia gmelini из Каспийского моря (Баку) были от 2,1 до 2,61 мм длиной. Величина раковин наших Caspia подвержена колебниям. Caspia из Днепра (рис. 1) размерами не отличается от каспийской формы, достигая 2,5 мм длины. Резких различий в устройстве раковины между днепровской и каспийской (коллекция Линдгольма) формами также не обнаружено.

Caspia из реки Днестра, как и некоторые экземпляры из Днепро-Бугского лимана, заметно отличаются от каспийских. По сравнению с каспийской формой днестровские раковины мельче (до 2,1 мм), несколько вытянуты в длину и имеют более выпуклые обороты. Раковина у них тоньше и более хрупка. Отношение высоты раковины к ширине у днестровских форм составляет 1,63 : 1; у днепровских 1,7 : 1 и у каспийских 1,8 : 1. Отличия сказываются и в отношении пятого оборота раковины к высоте всей раковины. У днестровских форм это отношение равно 3,6 : 1, у днепровских—4,2 : 1 и у каспийских — 4,45 : 1.

На основании ряда отмеченных особенностей мы выделяем днестровскую C. gmelini как отдельную вариацию и называем ее име-

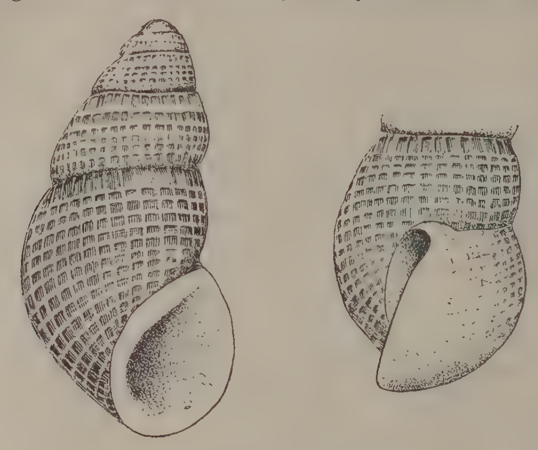


Рис. 1. Caspia gmelini Dyb. (Река Днепр у города Херсона). Высота раковины 2,4 мм

нем известного исследователя наших южных морей проф. Книповича— Caspia gmelini var. Knipowitschii, nov.

Вопрос о распространении кумацей однажды уже был затронут автором. В процессе дальнейших исследований накопился новый материал, к краткому изложению которого и переходим.

В бассейнах нижнего Днепра, Буга и Днестра нами обнаружено девять форм кумацей (табл. 2).

Отличия в фаунах кумацей Днепра и Буга, с одной стороны, и Днестра -с другой, заключаются в том, что бассейн Днестра богаче одной формой (Sch. eudorelloides G. O. Sars), которая обитает исключительно в Днестровском лимане. Вообще же эта кумацея до настоящего времени была известна только для Каспийского и Азовского морей.

Sch. eudorelloides G. O. Sars относится к обитателям ила в большей степени, чем остальные известные у нас кумацеи. Большие скопления в Днестровском лимане тонкого ила заселены этой кумацеей. Среди прибрежной ракуши и песка она встречается в небольшом количестве.

Таблица 2

	Бассейн Днепра и Буга	Бассейн Днестра
Pseudocuma cercaroides G. O. Sars	×	×
Pterocuma pectinatum Sowinsky	×	×
Pt. rostratum G. O. Sars	×	×
Stenocuma gracioloides G. O. Sar	×	×
Schizorhynchus eudorelloides G. O. Sars		×
Schizorhynchus scabriusculus G. O. Sars	×	×
Caspiocuma campylaspoides G. O. Sars	×	×
Volgocuma telmatophora Derzhavin	×	×
Iphinoë serrata Norm. maeotica Sov	×	×

Из перечисленных нами девяти форм кумацей восемь из них, исключая Sch. eudorelloides G. O. Sars, являются в лиманах преимущественно прибрежными жителями. Наиболее благоприятным местом их обитания являются песчано-ракушечный грунт с примесью ила. В частях лиманов с совершенно чистым песком и ракушей они встречаются в небольшом числе особей. Характерно для кумацей, так же как и для ряда моллюсков каспийского типа, что в лиманах наиболее благоприятным местом для их жизни являются части лиманов, защищенные косами с твердым заиленным грунтом. В районе кос всегда обитает обильная фауна. Такое значение для Днестровского лимана имеет Калаглейская коса, у которой обычно встречаются все известные для лимана виды кумацей, исключая средиземноморского иммигранта Iphinoë. В Днепро-Бугском лимане в этом отношении интересны Анджигиольская, Русская, Волжская и другие косы.

Из наших кумацей исключительно в лиманах найдены Iphinoë, Sch. eudorelloides, Caspiocuma и Stenocuma graciloides. Остальные формы живут в реках и некоторых озерах. В реке Днестре до с. Граденицы и озерах живут четыре формы (Pt. rostratum, Pseudocuma cercaroides, Volgocuma и Sch. scabriusculus). Только в Днестровском лимане, исключая реку Днестр, обнаружено пять форм (Pt. pectinatum, Sch. eudorelloides, Caspiocuma, Stenocuma и Iphinoë). В бассейнах Нижнего Днепра и Буга, где распространение кумацей изучено слабее, чем в Днестре, Pt. pectinatum, Pt. rostratum, Sch. scabriusculus и Pseudocuma известны для самих рек и озер (Днепр до Ингульца и Буг до Новой Одессы); четыре остальных формы (Volgocuma, Caspiocuma, Iphinoë и Stenocuma) обитают исключительно в лимане.

Заслуживает внимания распространение видов рода птерокума. В реке Днестре и озерах обитает только Pt. rostratum. В Днестровском лимане, в северной части, обитают оба вида Pt. rostratum и Pt. pectinatum. В некоторых озерах Днестра (Белое) Pt. rostratum достигает пышного развития. В них она, особенно весной, является преобладающей формой среди остальных кумацей. В Днепре обычно совместное нахождение этих двух видов. В Днепро-Бугском и Днестровском лиманах Pt. rostratum не обитает в местах с заметным повышением содержания хлоридов в воде (например, она не найдена в районе Русской и Волжской кос в Бугском лимане при содержании хлоридов в воде до 2 г на литр и участках лиманов, расположенных вблизи моря).

Из всех кумацей только три—Caspiocuma, Volgocuma и Iphinoë да еще Sch. scabriusculus встречаются в небольших количествах. Остальные формы у нас весьма многочисленны. В Днепро-Бугском лимане у г. Очакова Pt. pectinatum попадалась в трал Остроумова в количестве нескольких тысяч штук (до 10 тысяч в июле 1929 г.). Весной,

в прибрежной части днестровского Белого озера (юго-западная сторона) можно наблюдать массы Pt. rostratum, особенно молодых особей.

В Днепро-Бугском лимане кумацеи не живут среди больших скоплений живых Dreissena и Monodacna. Здесь также укажем, что Pt. pectinatum и Stenocuma выходят из Днепро-Бугского лимана в море на несколько километров. В море они придерживаются опресненной береговой полосы вплоть до Березанского лимана. В самом Березанском лимане, за исключением нескольких находок их в предгирловой его части, кумацеи обнаружены не были.

Фауна Mysidacea по сравнению с таковой кумацей в наших водоемах представлена несколько богаче, главным образом за счет форм средиземноморского происхождения. Как видно из даваемой здесь таблички, из 13 видов встреченных мизид 7 являются сарматскими реликтами и 6 средиземноморского происхождения (табл. 3).

Таблица 3

	Бассейн Днепра и Буга	Бассейн Днестра
Limnomysis benedeni Cz	×	×
M. kovale sky Cz	×	×
M. ihtermedia Cz	×	×
Paramysis baeri Cz	×	×
P. sarsi Derzhavin	×	×
Metamysis strauchi Cz	×	×
Katamysis warpachowsky G. O. Sars		×
Gastosaccus spinifer (v. Ben) . . .	×	×
Diamysis pengoi (Czerniavsky) . .	×	×
Macropsis slabberi (v. Ben) . . .	×	×
Mesomysis helleri G. O. Sars . .	×	×
M. kroyeri Cz	×	×
Diamysis bah rensis (G. O. Sars) . .	×	×

Фауна мизид Днестра оказалась богаче на одну форму Katamysis warpachowskyi. Эта мизида обнаружена в значительном количестве как в северной части Днестровского лимана, так и в ряде озер нижней части реки. Она обитает в озерах: Белом, Путрином, Писарском, Кучурганском лимане и др. Всюду она придерживается береговой полосы с песчаным дном. Повидимому, Katamysis придерживается опресненных вод, так как в Днестровском лимане она обитает лишь в северной его части, менее подверженной влиянию соленых вод моря. Diamysis pengoi обнаружена в пресноводном озере Днепра (Стеблеевский лиман) и в озерах реки Днестра (Белое, Драган, Круглое, Тудорово и др.). Формы из Днепра и Днестра между собой несколько отличаются. Это различие выражено главны образом в форме и в вооружении тельсона, что видно на рис. 2.

Мизида Gasosaccus обнаружена в лиманах на стыке их вод с водами моря. Она обитает исключительно в лиманах, не заходя в реки. В Днестровском лимане эта мизида придерживается южной его части, а в Днепровском—восточной, т. е. участков лиманов с водами, содержащими значительное количество хлоридов. В большей степени, чем для Macropsis, распространение Mesomysis helleri и M. Kroyeri в лиманах ограничено резко выраженной зоной воды, находящейся под непосредственным влиянием моря.

Paramysis sarsi оказалась мизидой широко распространенной как в реке Днепре, так и в Днестре. В самих реках эта форма многочисленнее, чем P. baeri. В русле реки Днестра с глубинами от 5 до 8 м драга Остроумова приносила по нескольку сот P. sarsi и единич-

ные экземпляры P. baeri. Распространение вверх по реке Днестру прослежено вплоть до Тирасполя.

L. benedeni обитает во многих озерах нижнего Днестра, Днепра и Буга, встречаясь совместно с Diamysis pengoi. Найдена она в опресненных участках лиманов. Мизиды M. kovalewskyi, M. intermedia обитают как в лиманах, так и в Днестре (до Тирасполя), Днепре и Буге.

В данной заметке мы коснулись лишь качественного состава некоторых групп моллюсков и ракообразных. Здесь нас интересовали

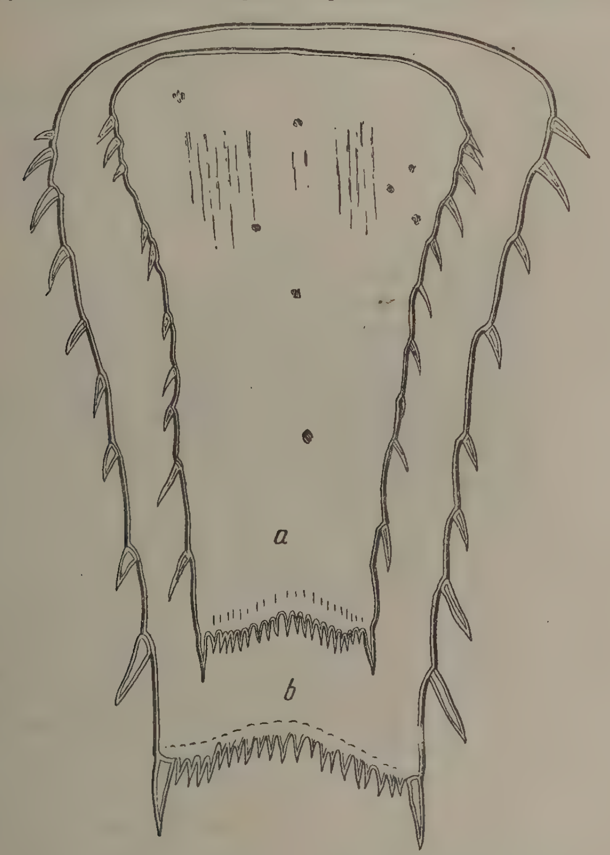


Рис. 2. Diamysis pengoi: a—Telson формы из реки Днестра, b—Telson формы из реки Днепра. Окуляр 3, объектив 3

группы животных, в составе которых формы каспийского типа занимают видное место. Распространение этих форм дано для Днестра, Днепра и Буга. Для первого многие указанные нами каспийские формы найдены впервые. Количественные исследования фауны показали большое значение животных каспийского типа для продуктивности донных и придонных организмов открытых лиманов в низовий наших рек.

ЛИТЕРАТУРА

1. Архангельский А. Д., К истории изучения Черного моря, 1929.—2. Белинг Д. Е., Материалы по гидрофауне и ихтиофауне нижнего течения реки Днепра. Труды Всеукр. госуд. черномор.-азовск. научн. промысл. опытной станции, т. 1. 1925.—3. Dybowski W., Malacozoolog. Blätter, 1888.—4. Eichwald, Fauna Caspio-

Caucasica. 1841.—5. Eichwald, Reise auf dem Kaspischen Meere. Bd. 1, 1834.—6. Климентов Л. В., Вістник Одеськоі Комісіі Краезнавства при ВУАН, № 4—5, 1929.—7. Куделин Н. Зап. Новросс. о-ва ест., т. 39, 1913.—8. Lindholm W. A, Збірник Праць Дніпровськоі Біологічноі Станціі № 5, 1930.—9. Makaroff A. K., Zool. Anz., Bd. 81, H. 56, 1929.—10. Милашевич К., Ежегодник Зоол. музея Академии наук, XIV, 1909.—11. Остроумов А. А., Изв. Академии наук, VI. № 4. 1897.—12. Павлі В., Збірник праць Дніпровськоі біологічноі станціі, 4, 1928.—13. Совинский В. К.. Изв. Академии наук, т. VIII. 1898.—14. Совинский В. К., Зап. Киев. общ. ест., т. XVIII, 1904.—15. Sars G. O., Bull. Acad. Sc. Petersb., т. 3, 1895.—16. Sars G. O., Bull. Acad. Sc. Petersb., т. XIII. 3.—18. Чернявский В., Монография мизид, 1882/83.—17. Shadin W. I., Acad. des Sc. d'Ukraine. Mém. de la classe des Sc. natur. 13, 1931.

ON THE DISTRIBUTION OF SOME CRUSTACEA AND MOLLUSCS IN MOUTH OF RIVERS AND OPEN ESTUARIES OF THE NORTHERN SHORE OF THE BLACK SEA

by A. C. Makarov

(Odessa)

During the years 1924—1934 the author investigated the lower part of the streams of Dniestr, Bug and Dniepr as well as the adjacent estuaries. It is well known that the crustaceans like Cumacea and Mysidae represent here sarmatian relicts. Table 1 (see russian text) gives the list of molluscs. Living specimens of C. variabilis were found in the Dniepro-bug estuary only, while the Dniepr estuary contained only dead shells. D. bugensis was observed in the Bug estuary exclusively. C. gmellini, a molluscs with a wide distribution in our region, differs notably from specimens collected in the Caspian sea, by its smaller size (up to 21 mm), a more elongated form and a more pronounced bulging out of coilings. The shell is thinner and more fragile. The hightwidth ratio, equals among the Dniestr specimens 1,63 : 1, and among the caspian ones—1,8 : 1. The ration of the fifth coiling to the hight is equal to 1,6 : 1 for the Dniepr specimens and to 4,5 : 1 for the Caspian ones. 8 species of Cumacea (see Table 1) represent sarmation relicts, I. serrata being a species of mediterranean origins. S. eudorelloides has been found exclusively in the Dniestr estuary in a zone of pure sand. P. rostratum and P. pectinatum (Dniestr, Dniepr), P. cercaroides and S. scabriusulus (Dniestr, Dniepr and Bug), V. telmatophora (Bug) lives under almost fresh water conditions.

Out of twelwe species of of Mysidae the seven first ones are sarmatian relicts, while the rest is represented by mediterrenian immigrants with the exception of K. Warpachowskyi obserwed in the river Dniepr and fresh water lakes, all the eleven species are very widely distributed in open estuaries and rivers.

All the named species and particularly that of the Caspian type play an important rôle in the formation of the bottom population in open estuaries and river month. Ther distribution affects significantly the concentration of fishes in open estuaries, for enstance, the aggregation of Cobiidae in areas with Dreissensia.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 6

БИОЛОГИЯ NOSEMA APIS

В. В. Аврех

(Из лаборатории иммунитета беспозвоночных Микробиологического научно-исследовательского института НКЗдрава и Пчеловодного института НКЗема)

Нозематоз—наиболее распространенная болезнь среди взрослых пчел, известна уже очень давно, но, несмотря на это, до сих пор еще очень мало изучена. Впервые возбудитель этой болезни был описан в 1857 г. и неправильно причислен к грибкам Денгоффом и Лейкартом. Однако уже в 90-х годах прошлого столетия это было забыто и лишь в 1907 г. паразит был вновь открыт Цандером, определившим на этот раз его принадлежность к роду Nosema из микроспоридий и давшим ему имя Nosema apis Zander. После этого открытия все болезни, при которых в испражнениях пчел находили споры, хотя бы и в незначительном количестве, относились за счет нового возбудителя. Так было в Англии с эпизоотией 1911 г., названной болезнью Белого Острова (Isle of Wight desease) и отнесенной Фантам и Портер к нозематозу, тогда как последующими многочисленными авторами было доказано, что болезнь эта вызывается клещом.

В России впервые нозематоз был открыт и правильно определен проф. Кожевниковым в 1912—1913 гг. на Измайловской пасеке в Москве. В дальнейшем наиболее крупные исследования этого заболевания были проведены Тульской пчеловодной станцией, изучавшей его в течение 4 лет, Ленинградской пчеловодной станцией и микробиологической лабораторией и Тбилисской станцией. Все эти работы велись в направлении изучения зависимости болезни от внешних условий и влияния ее на основные стороны жизни улья. Других же работ по изучению самого паразита, его морфологии и цикла развития и его взаимоотношения с хозяином очень мало. Наибольший интерес среди них представляют исследования Цандера, Фантам и Портер и Траппмана. Но все же имеется много вопросов, нуждающихся в переработке и дополнении. Дело в том, что почти все эти работы сделаны на мазках из случайного материала, взятых из разных мест больных пчел. Метод изучения паразита на мазках, без приготовления срезов, не может дать точных результатов, так как посторонний материал, попадающийся в мазках, затемняет картину, а разрывы клеток, неизбежные при приготовлении мазков, не могут дать верного представления о взаимоотношениях хозяина и паразита. Кроме того, выполненные уже достаточно давно, эти работы страдают от недостаточности гистологической техники, сделавшей за последние десятилетия крупные успехи. Очевидно, вследствие всех этих условий в литературе не имеется подробного описания цикла развития паразита по дням и есть только указание, что развитие от споры до споры занимает 4 дня. Требующим дальнейшего расследования вопросом является и процесс образования споры, который обычно описывается так. Пять ядер споронта, образовавшихся в результате деления начальных двух, распределяются следующим путем: 2 ядра считаются принадлежащими спороцисте

и идут на ее образование, одно находится на переднем конце полярной капсулы и носит название ядра полярной капсулы, а 2 остальных принадлежат амебоиду. От ядра полярной капсулы в процессе созревания споры отделяются небольшие крупинки хроматина, которые по плазматическому тяжу переходят в заднюю вакуоль, образуя здесь комочек, в дальнейшем исчезающий. По Полтеву из этих крупинок хроматина образуется полюсная нить. Однако у других авторов ее плазматическая природа не вызывает сомнения. Ядро полярной капсулы и ядра спороцисты к моменту полного созревания споры изчезают. Все эти данные об образовании 5 ядер и переходе крупинок хроматина основаны только на препаратах, окрашенных по Гимза, методом, не дающим специфической окраски на хроматин. Уже Траппман в 1926 г. указывает, что специальных ядер оболочки и полярной капсулы не имеется, а наблюдается лишь выход отдельных зерен, красящихся по Гимза в красный цвет, из основного ядра, и что эти зерна исчезают одновременно с образованием оболочки и полярной нити. Кудо считает эти зерна волютиновыми.

Таким же спорным является вопрос о возможности споры прорасти в том же кишечнике, где она и образовалась. Одна группа исследователей, с Маасеном[1] во главе, придерживается того взгляда, что для созревания споры необходим некоторый период покоя, а для ее прорастания—смена пчелы. Кроме того, Цандер и Борхерт считают, что возможна аутогенерация спор. По Дофлейну, у некоторых микроспоридий существует аутогенерация спор. Однако ни один из этих исследователей не подтверждает своих взглядов экспериментально, а делает свои заключения чисто теоретически. Также экспериментально необоснованным выглядит мнение, крайним выразителем которого является Филлипс, что нозематоз сам по себе не представляет инфекции, и что обычный сапрофит N. apis превращается в паразита лишь при неблагоприятных для пчелы условиях. Эта мысль основывается Филлипсом на том факте, что колонии пчел, сильно инфицированные спорами ноземы, не проявляют иногда никаких признаков заболевания. Обратного взгляда придерживаются Фантам и Портер, Борхерт, Гертиг и др. Каждый из них описывает вред нозематоза по-разному. Фантам и Портер считают, что эпителиальные клетки, наполненные паразитами ноземы, сильно разбухают и теряют свою секреторную функцию. По Борхерту, действие ноземы проявляется в том, что бактериальная флора кишечника пчелы гибнет от неблагоприятных условий, созданных ноземой в кишечнике, и освобождающиеся эндотоксины приводят пчелу к смерти. Гертиг придерживается того мнения, что границы клетки и ее морфологическая структура не изменяются при нозематозе, но в клетке появляются включения, нарушающие ее нормальную жизнь.

Все сказанное выше показывает, что многие вопросы, касающиеся биологии ноземы, еще недостаточно выяснены. Необходимо к тому же отметить, что авторы, работавшие в этом направлении, недостаточно обосновывают свой материал и, повидимому, часто дают описание процессов лишь по аналогии с теми, которые встречаются у микроспоридий вообще и у Nosema bombicis в частности. Разрешение всех этих вопросов тем более важно, что подобное изучение биологии Nosema apis, помимо общебиологического интереса, имеет большое практическое значение: без знания биологии паразита невозможна рациональная борьба с вызываемым им заболеванием, экономический вред которого очень велик. По данным

[1] Цитировано по Цандеру.

Полтева, относящимся к 1935 г., выход меда от больных пчелиных семей в 2 раза меньше, чем от здоровых, а гибель в зимовке в больных семьях в 3 раза превосходит таковую в здоровых. Кроме того, распространенность нозематоза в СССР очень велика, особенно в средних широтах, где она достигает иногда 100% охвата ульев на пасеке.

Изучение биологии ноземы было предпринято мной в никем раньше не применявшихся условиях, которые позволяют проследить чистый цикл развития паразита по дням. Для изучения цикла развития, не затушеванного никакими другими инфекциями и внешними условиями, мной были поставлены опыты однократного заражения инкубированной молодой пчелы спорами ноземы. Для этого опыта определенное количество пчел помещалось в специальные улейки-коробочки. В одну из коробочек ставилась на 2 часа подкормка, смешанная со спорами ноземы, затем заменявшаяся обычной подкормкой, стерильной в отношении ноземы (сахарный сироп). В другую параллельную коробочку с самого начала помещалась чистая подкормка. В то время как во второй коробочке пчела была все время здоровой, в первой коробочке болезнь развивалась и приводила пчелу к смерти. И в той, и в другой коробочке пчелы находились без общения с внешним миром. Таким образом, явилась возможность получения в чистом виде отдельных стадий инфекции. Кишечник зараженных пчел фиксировался через 2—4—6—16—18—20 и 24 часа и дальше через каждые сутки после кормления спорами до полного вымирания улейка. Фиксация проводилась жидкостью Шаудина. Срезы в 2—4 μ толщиной красились по Мансону, по Творту, азур-эозином, метиленблау-эозином, железным гематоксилином и др.

При таком исследовании пчел оказалось, что споры попадают в желудок и начинают там прорастать уже через 2-4 часа после кормления. В первые сутки наблюдается выбрасывание жгута, выход амебоида и внедрение его в стенку кишечника (рис. 1, *1—7*). На препаратах в это время можно наблюдать споры в различной стадии прорастания (рис. 1, *1—6*).

Следует отметить, что на наших препаратах очень часто встречалось вздутие споры в том месте, где должен был выйти амебоид (рис. 1, *4*, *5*, *6*). Обязано ли это вздутие набуханию оболочки или какому-либо другому явлению, выяснено не было.

На второй день в клетках кишечника обнаруживаются только что внедрившиеся планонты и меронты в разной стадии своего развития (рис. 1, *8—15*). Они представляют собой в это время образования разной формы с плотной хорошо красящейся протоплазмой и ядром, которое может быть или в виде компактной массы, или отдельных глыбок разной величины и количества, или собранных в неправильные кучки зерен. Все эти стадии всегда окружены свободной зоной, вокруг которой располагается протоплазма клетки хозяина. Иногда можно встретить делящиеся формы меронта (рис. 1, *11*). Следует отметить, что стадий этих в кишечнике еще очень мало, и количество их увеличивается лишь после прохождения 2—3 циклов развития в одном и том же кишечнике. На третий день в эпителиальных клетках появляются споробласты и споронты, а на четвертый день в кишечнике можно увидеть споры (рис. 1, *16—19*). В отношении последних следует отметить, что безусловно нельзя считать доказанным наличие хроматина в зернах, переходящих в полярную вакуоль при образовании споры. На моих препаратах эти зерна при окраске по Мансону красятся так, как обычно окрашивается волютин. Исходя из этого, я считаю необходимым применение в данном случае специальных реакций на хроматин и волю-

Рис. 1. *1* и *2*—споры в кишечнике пчелы через 2 часа после заражения. Окраска по Мансону. Окуляр 10 ×. Иммерсия—апохромат 120 Цейсса; *3*—то же. Окуляр 15 ×. Иммерсия 90 Цейсса; *4* и *5*—споры в кишечнике пчелы через 4 часа после кормления. Окраска по Мансону. Окуляр 20 ×. Иммерсия 90 Цейсса; *6*—то же. Окуляр 15 ×. Иммерсия 90 Цейсса; *7—8—9*—различные стадии амебоида вне и внутри ткани кишечника на 2-й день после заражения. Окраска по Мансону. Окуляр 10 ×. Иммерсия апохромат 120 Цейсса; *10*—переходная стадия от планонта к меронту внутри ткани кишечника на 2-й день после заражения. Окраска по Мансону. Окуляр 10 ×. Иммерсия апохромат 120 Цейсса; *11—12—13*—различные стадии меронта внутри ткани кишечника на 2-й день после заражения. Окраска по Мансону. Окуляр 10 ×. Иммерсия апохромат 120 Цейсса; *14* и *15*—то же на 3-й день после заражения. Окуляр 10 ×. Иммерсия 90 Цейсса; *16—17—18*—споронты в различной стадии своего развития, внутри ткани кишечника на 4-й день после заражения. Окраска по Мансону. Окуляр 10 ×. Иммерсия апохромат 120 Цейсса; *19*—скопление спор в клетке хозяина вокруг ядра последней внутри ткани кишечника на 5-й день после заражения. Окраска по Творту. Окуляр 10 ×. Объектив Д-40 Цейсса; *20*—выход и ткани кишечника скопления спор вместе с участком плазмы клетки хозяина на 5-й день после заражения. Окраска метиленовой синькой плюс эозин. Окуляр 10 ×. Объектив Д-40 Цейсса; *21—22*—участки клетки хозяина с ядром (21) или без ядра (22), заполненные спорами, распадаются в просвете кишечника на 5-й день после заражения. Окраска по Творту (21) и метиленовой синькой плюс эозин (22) Окуляр 10 ×. Объектив Д 40 Цейсса.

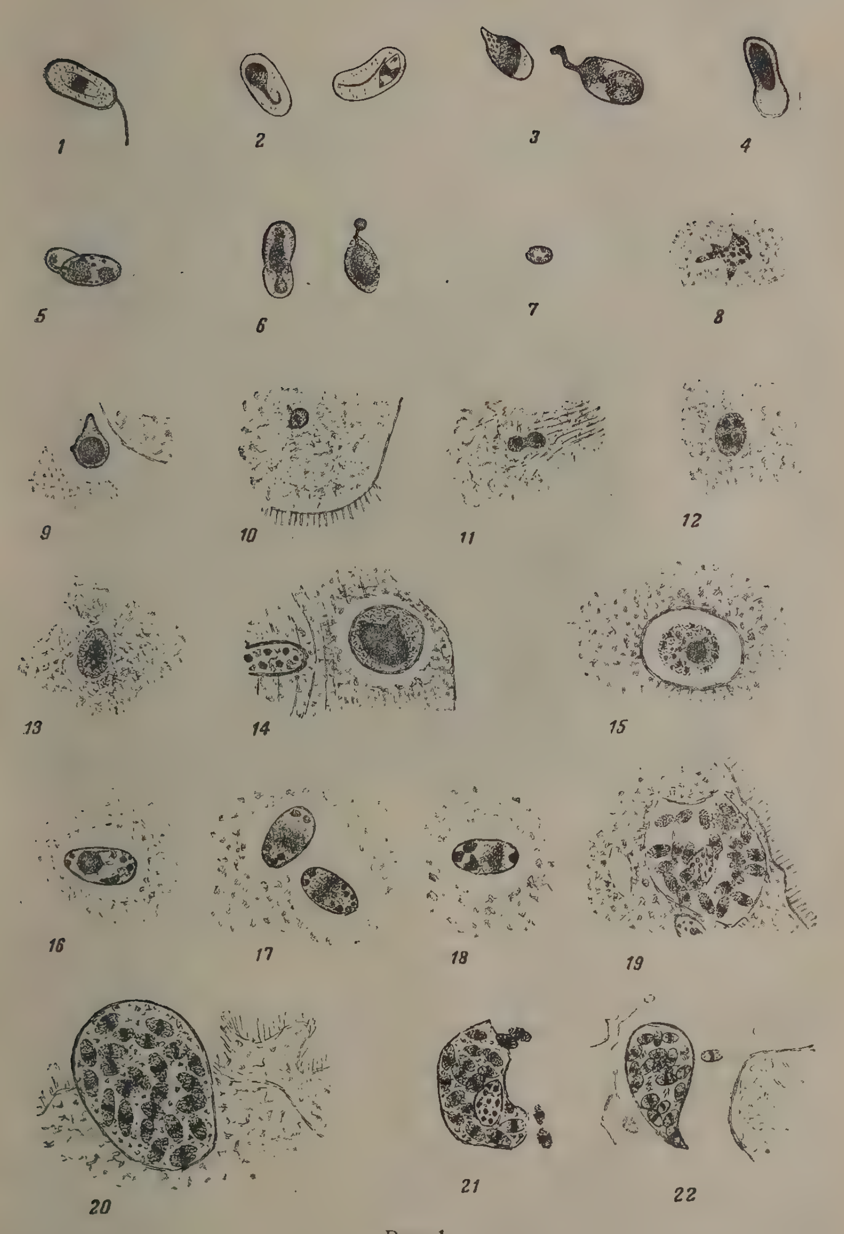


Рис. 1

тин. Затруднение состоит в том, что у меня обычная реакция на хроматин Фельгена на тканях пчелы с паразитом и без него не давала результатов, тогда как параллельная реакция на срезах печени позвоночных животных давала прекрасные результаты. Опыты в этом направлении мной продолжаются.

Считаю нужным обратить внимание на тот факт, что все стадии развития паразита никогда не располагаются в стенке кишечника так, как это принято описывать в литературе. После описания Цандера по аналогии с Nosema bombicis считается, что стадии развития паразита располагаются в тканях кишечника четкообразно. На своих препаратах я никогда не отмечала такого расположения. Ни меронты, ни споронты, ни споры никогда не располагаются в клетках четкообразно. Рис. 1, *13—20* наглядно показывает действительно существующее расположение спор. В узкой верхней части клетки они тесно прилегают друг к другу, в широкой же части клетки они образуют рыхлый комок, иногда заключающий в себе ядро клетки (рис. 1, *19*). Такой комок спор вместе с частью клетки, его заключающей, выходит из стенки кишечника (рис. 1, *20*), отрывается от нее и распадается (рис. 1, *21—22*). После распада клетки споры освобождаются и лежат свободно в просвете кишечника. Часть из них механически выносится наружу, и в это время в испражнениях пчел их легко обнаружить, а часть из них тут же прорастает и начинает цикл развития сначала. В дальнейшем циклы находят друг на друга и повторяются до тех пор, пока весь кишечник не переполнится спорами. Таким образом, экспериментально доказывается возможность прорастания спор сейчас же после созревания в том же кишечнике.

Я уже указала выше, что с самых ранних стадий развития паразита последние окружаются пустой зоной растворенной плазмы. Этот ореол сопровождает уже только что внедрившегося планонта, меронта и все остальные стадии развития паразита. В последний период болезни эпителиальные клетки переполняются спорами, размеры их увеличиваются, а внутри них наблюдаются разрывы. К 30—35 дням споры буквально переполняют клетки кишечника, и пчела погибает. На основании этих данных я считаю доказанным, не предрешая вопроса о токсическом действии паразита, механическое разрушающее действие ноземы на кишечную ткань пчелы, приводящее последнюю к смерти.

Выбрасывание жгута спорой при ее прорастании наблюдалось мной и in vitro, при действии на спору 2% уксусной кислоты с последующей обработкой препаратов по методу Морозова (окраска жгутов и элементарных телец). Траппман считает по аналогии с кишечнополостными животными, что под оболочкой полярной нити ноземы находится трубкообразная полость, пронизанная плазматической нитью. Такой же вид трубки имеет нить и на моих препаратах (рис. 2). Однако следует оговориться, что, разбухши под действием таннина, она могла принять вид, и не соответствующий действительности.

Постановка опыта, применяющаяся в данной работе, доказывает попутно, что молодые инкубированные пчелы заражаются так же хорошо, как и старые. Это положение идет в разрез с мнением Месяцева, считающего, что быстрая смена эпителия у молодых пчел не дает возможности завершиться циклу развития паразита, а это влечет за собой спонтанное излечение болезни. В моих опытах молодая инкубированная пчела заражалась без отказа. Также без отказа заражались экспериментально и матки. Зараженная матка, подсаженная к свежей инкубированной молодой пчеле, через $1—1^1/_2$ месяца заражает всех пчел.

В заключение мной было поставлено 5 опытов заражения расплода в естественных условиях. В нуклеусы к сильно зараженным пчелам подсаживалась свежая матка. После того как она начинала сеять, расплод всех возрастов проверялся на заражение в течение 2—3 месяцев. Как правило, заражения не наблюдалось. Лишь в двух случаях у личинок 2 и 4 дней были отмечены споры по одной на препарат, что, конечно, нельзя считать заражением.

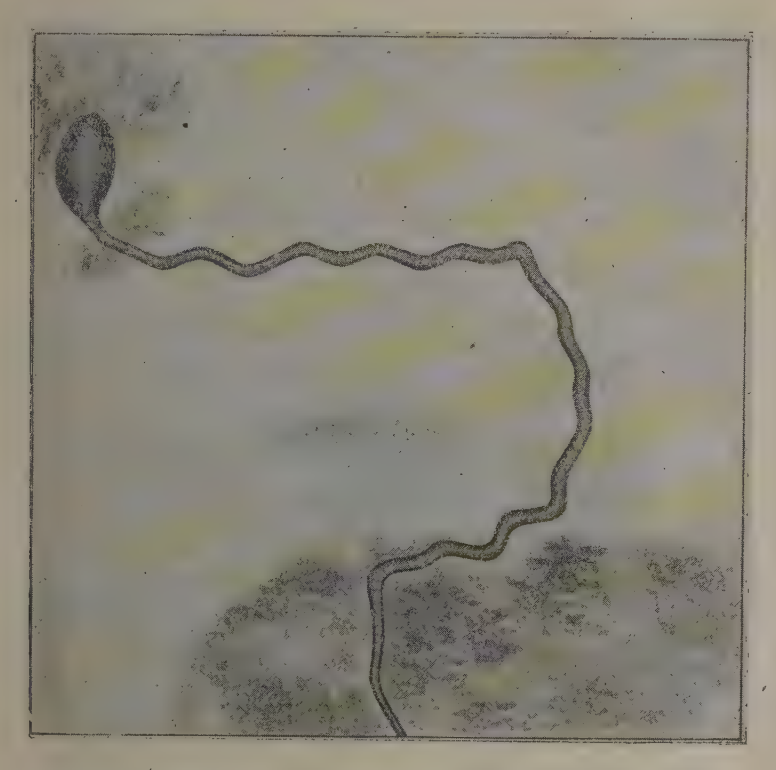


Рис. 2. Вид споры после получасового действия 2% уксусной кислоты и дальнейшей обработки по Морозову. Окуляр 10×. Иммерсия апохромат 120 Цейсса. Все рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата Аббе Лейтца на уровне стола

Выводы

1. При заражении инкубированной молодой пчелы спорами нозема один раз можно проследить по дням цикл развития паразита.

2. Споры попадают в желудок и начинают там прорастать уже через 2—4 часа после заражения. Через сутки в эпителиальных клетках кишечника обнаруживаются меронты, на третий день после заражения—споронты, а на четвертый день в клетках кишечника видны споры.

3. Аутогенерацию спор в кишечнике одной пчелы можно считать доказанной.

4. Также доказанным можно считать механическое разрушающее действие нозема на ткани кишечника, вызывающее смерть пчелы.

5. Ни в коем случае нельзя считать верным описанием четкообразного расположения паразита в ткани. Паразит всегда располагается беспорядочными кучками, заполняя в конце инфекции сплошь все клетки ткани кишечника.

6. Опыты заражения расплода в естественных условиях его развития дали отрицательный результат.

7. Молодые пчелы заражаются так же хорошо, как и старые. Зараженная матка, подсаженная в улей с молодой инкубированной пчелой, вызывает заражение всего улья.

ЛИТЕРАТУРА

1. Borchert, Arch. f. Bienenkunde, H. 4/5, 1928.—2. Гертиг, Цитировано по «Les maladies des abeilles» Toumanoff, Paris, 1930.—3. Doflein, Lehrbuch der Protozoenkunde, 1929.—4. Кожевников, Отчет Измайловской опытной пасеки русск. о-ва акклимат. животн. и растен., 1913.—5. Kudo, Journ. of Parasitology, vol. VII, 1920.—6. Месяцев, Наблюдение над нозематозом пчел, 1916.—7. Полтев, Сборник работ Ленинградского ветеринарного института, 1935.—8. Полтев, Пчеловодство, № 4, 1935.—9. Phillips, U. S. Depart. of agricul. Depart. circul., 218, 1922.—10 Trappman, Arb. aus der Biol. Reichsanst., Bd. 11, H. 7, 1923.—11. Trappman, Centralbl. f. Bakt., 2 Abt., Bd. 68, H.1/7, 1926.—12. Fantham and Porter, Ann. trop. Med. and Paras., vol. VI, № 2, 1912.-13. Zander, Handbuch der Bienenkunde, 1921.

THE BIOLOGY OF NOSEMA APIS

by V. V. Avrech

(From the Laboratory of the Invertebrate Immunology, Microbiological Institute of the Commissariat of Public Health and from the Institute of Apiculture of the Commissariat for Agriculture).

By carrying out an experiment of a unifold feeding of incubated young honeybees with Nosema spores and a subsequent keeping of bees under conditions that were sterile with respect to Nosema the author succeeded to follow day by day the cycle of the parasite's development. It was found that spores penetrated into the intestines and germinated there even within 2—4 hours after feeding. On the second day meronts were formed in the epithelium of the digestive tract, on the third day—sporonts and on the fourth—spores. As further on, the cycle of development without any penetration of spores from outside begins all over again, the invasion by the latter may be considered as being proved. The same conclusion is reached concerning the mecanical destruction of the intestine tissue by Nosema, causing the death of the bee. A bead-like distribution of the parasite in the tissue of the digestive tract described in literature, failed to be detected. According to the writer's observations the parasites are always disposed in small huddles. It was noticed, moreover, that (1) young honeybees were as easily infected as the old ones, while an infected queen placed together with incubated bee, transmitted the infection to the whole hive; (2) experiments on infecting the bee brood under normal conditions gave a negative result.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 6

МАТЕРИАЛЫ ПО БИОЛОГИЧЕСКОЙ АНАТОМИИ ЯСТРЕБА-ТЕТЕРЕВЯТНИКА (ACCIPITER GENTILIS, LINN.)

Ю. М. Кафтановский

(Из Зоомузея МГУ)

В марте 1938 г., благодаря любезности П. В. Плесского, в Московский зоологический музей поступили 4 ястреба-тетеревятника, убитые в начале 1938 г. в окрестностях г. Слободского Кировского края. Ястребы были доставлены «на мясе». По совету Г. П. Дементьева и под его руководством мной было проделано исследование некоторых анатомических особенностей этих птиц. Полученные данные весьма отрывочны и неполны, но имеют некоторую ценность лишь в плане накопления материала для последующих работ.

Исследованные ястребы относятся к северной форме Accipiter gentilis buteoides Menzb. Двое из них (самка № 3 и самец № 4) убиты в первом годовом наряде и, следовательно, вывелись летом 1937 г., причем самка убита после длительного пребывания в неволе.

Другие два ястреба (самка № 1 и самец № 2)—вполне взрослые птицы. Результаты измерений веса птиц, а также размеров и веса отдельных органов сведены в табл. 1.

Таблица 1

№	Пол	Возраст	Вес тела в г	Вес musculus pectoralis	Вес musculus subcoracoideus	Длина гонад		Вес печени	Вес желудка	Длина кишеч. тракта в мм	Длина груди-ны в мм
						правая	левая				
1	♀	ad	1225	97,5	—	17,5	12,6	16,3	9,5	1040	92,2
2	♂	ad	970	92,3	2,8	6,4	7,8	18,9	7,5	800	83,0
3	♀	juv	770	28,4	2,7	14,2	15,6	9,9	9,4	840	88,3
4	♂	juv	950	88,0	3,8	6,2	6,0	16,0	8,7	960	85,4

Вес и размеры тела

Сопоставление длины грудины старого и молодого самца (№ 2 и 4) показывает, что уже в первую зиму (а вероятно, еще осенью) рост скелетных элементов закончился, и молодая птица является уже вполне сформировавшейся. Вес молодого самца мало отличается от веса старого.

Старая самка (№ 1) весит значительно больше самцов, превышая их вес на 26%. Таким образом, здесь мы имеем дело с нормальным у ястребов проявлением полового диморфизма: самка почти на треть

больше самца (резко сниженный вес молодой самки № 3 будет объяснен ниже).

Длина грудины и таза также значительно больше у самок.

Большой биологический интерес представляет вопрос об относительной ширине—«проходимости» таза в связи с откладкой птицами крупных, покрытых твердой скорлупой, яиц.

По аналогии с млекопитающими было бы естественно ожидать у самок птиц относительно большую ширину таза, чем у самцов. Этот своеобразный половой диморфизм был, действительно, установлен Knobel (1924) для некоторых попугаёв.

Пытаясь найти то же самое у ястребов, я брал отношение ширины таза (расстояние между концами ischia) к общей длине таза. Полученные таким образом индексы сведены в табл. 2.

Таблица 2

№	Пол	Индекс
1	♀	0,567
2	♂	0,492
3	♀	0,594
4	♂	0,570

Как видно из таблицы, значения индексов самцов и самок перекрываются и, повидимому, пропорции таза у полов существенно не различаются.

Этот странный на первый взгляд факт получает некоторое объяснение при сопоставлении его с данными Kattinger (3), который производил аналогичные измерения таза ряда хищных птиц, применяя индекс, близкий к употребленному мной. Kattinger также не обнаружил признаков полового диморфизма у ястребов: Accipiter gentilis, Accipiter nisus и у Kaupifalco monogramicus. Наоборот, у всех остальных исследованных им птиц (Falco peregrinus, F. candicans, F. subbuteo, Buteo buteo, Buteo lagopus) таз самок оказался относительно несколько шире. Особенно ярко заметно это у Falco candicans, у которого индекс относительной ширины таза у самки выше на 15,9%. Отсутствие разницы в форме таза самцов и самок ястребов может быть объяснено, как мне кажется, наличием у них особенно резкого полового диморфизма в общих размерах тела, а следовательно, и в абсолютной величине таза. У исследованных мной ястребов абсолютная ширина таза самок оказалась в среднем на 14,5% больше, чем у самцов. Таким образом, можно предположить, что у самок ястребов повышение «проходимости» таза достигнуто путем увеличения его размеров, у прочих хищников—отчасти и путем изменения формы.

Н. А. Гладков любезно предоставил неопубликованные данные по весу грудной мускулатуры у различных птиц. Коэфициент—отношение веса musc. pectoralis к общему весу тела—у тетеревятника оказался весьма высоким и благоприятным, он выше, чем у отлично летающих чаек и крачек, составляя у взрослой самки Acc. gent. buteoides 7,94, у самцов 9,26—9,52 против 6,3—6,5—6,6 у чаек. Из хищных птиц у луней, коршунов, орлов, бородачей, орланов, грифов этот показатель ниже, чем у тетеревятников. Даже у пустельги и кобчика относительное развитие грудной мышцы слабее, и лишь чеглок и сапсан имеют сходные с тетеревятником отношения (у первых, по Н. А. Гладкову, 8,93, у вторых 9,39). Такое развитие управляющей движением крыла мускулатуры у тетеревятника объясняет быстроту его полета при «невыгодной» конфигурации крыла.

Хорошее развитие и большой вес грудной мышцы (musc. pectoralis) у молодого самца (№ 4) свидетельствуют о том, что уже в начале самостоятельной жизни молодые птицы способны хорошо летать.

Ненормально малый вес самки № 3 (которая весит гораздо меньше самца) объясняется длительным голоданием при пребывании ее

в неволе. Рис. 1 дает хорошее представление о сильнейшем исхудании этой птицы, особенно резко заметном при сравнении с другой самкой (№ 1). Вес сиделой самки № 3 составляет 62,8% от убитой на воле № 1, вес musc. pectoralis—соответственно только 29,1% (!), резко уменьшился вес сердца и печени.

В то же время линейные размеры обеих самок разнятся мало (табл. 3).

Таблица 3

	№ 1	№ 3	№ 3 в % от № 1
Длина таза в мм	62,5	55,9	89,4
Длина грудины в мм	92,2	88,3	95,8
Длина крыла в мм	361	371	102,8

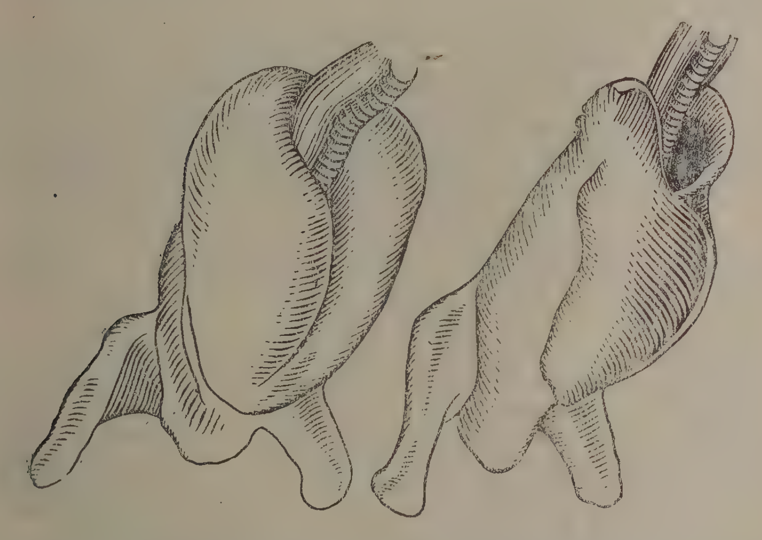


Рис. 1. Тушки ястребов: № 1♀ (снизу) и № 3♂ (сверху). Заметно резкое исхудание самки № 3, грудные мышцы втянуты. Резко заметно furculae и crista sterni. (Рис. В. М. Модестова)

Эти небольшие различия в размерах являются, повидимому, индивидуальными колебаниями, так как трудно предположить возможность уменьшения скелетных элементов при голодании.

Длина грудины хорошо характеризует размеры тела вообще и может быть использована для иллюстрации правила Бергмана, как это было предложено O. Kleinschmidt (4). Привожу в табл. 3 промеры грудин исследованных мной ястребов, промеры двух грудин из коллекции Зоологического музея, а также литературные данные. В скобках указано количество измерений.

Постепенное увеличение грудины по мере движения с юга на север заметно в табл. 4 совершенно ясно. Но величины изменяются весьма постепенно, дают взаимные трансгрессии и для определения подвидной принадлежности признак длины грудины может быть использован далеко не всегда.

Сердце. Измерения веса и размера сердец сведены в табл. 5.

Таблица 4

Географическое местонахождение	Длина грудины в мм ♂♂	Длина грудины в мм ♀♀	Источник
Сардиния	70 (2)	79 (1)	O. Kleinschmidt (5)
Германия, Дания	71,5—78,3 (9)	81,5—89,8 (5)	E. Kattinger (4)
Германия	72—79,5 (13)	79,5—86 (16)	O. Kleinschmidt (5)
Германия, окрестности Дрездена	78,8 (1)	—	
Москва		90,5 (1)	
Норвегия	79,5—84,2 (6)	91,7—96,6 (3)	E. Kattinger (4)
Кировский край	83,0—84,5 (2)	88,3—92,5 (2)	
Архангельск	78—89 (4)	93—100,5 (3)	O. Kleinschmidt (5)

Таблица 5

№	Пол и возраст	Длина сердца в мм	Поперечник сердца в мм	Вес сердца в г	Вес сердца в промилле от веса тела
1	♀ ad	42,7	28,0	12,1	9,87
2	♂ ad	41,9	26,7	10,9	11,23
3	♀ juv	36,8	25,1	6,7	8,70
4	♂ juv	44,0	32,4	11,5	12,11

Бросается в глаза прежде всего очень малый вес сердца у самки № 3, которая сильно исхудала, сидя в неволе. Относительный вес сердца также уменьшился, составляя только 8,70‰ от веса тела. Исхудание затронуло, таким образом, не только мышцы скелета, но и сердечную мышцу. Этот замечательный факт стоит в противоречии с мнением Groebbels (1), утверждавшего, что вес сердца остается постоянным при голодании птиц. К сожалению, мне не удалось провести гистологическое исследование этого сердца, что дало бы, вероятно, весьма интересную картину.

Такое дегенерирующее сердце уже не могло нормально справляться с работой, и птица находилась, повидимому, на краю гибели.

Отбросив этот дефектный вес, можно заметить, что абсолютный вес сердца у самки больше, чем у самцов, что объясняется, конечно, большим размером тела самки.

Обратную картину дают относительные веса: у самцов они несколько выше.

Здесь интересен прежде всего факт параллельного изменения относительного веса сердца и грудной мышцы.

Большое развитие musc. pectoralis, а следовательно, большая быстрота полета у самцов неизбежно вызывают у них и большее развитие сердца. Биологически это связано с несколько иным образом жизни самцов ястребов. Они подвижнее самок и чаще их ловят свою добычу налету.

Кроме того, здесь проявляется и другая закономерность, названная Hesse (2) правилом ряда: с уменьшением общих размеров тела животного относительный вес его сердца увеличивается. Это объясняется тем, что меньшее по объему животное обладает большей

относительной поверхностью, а следовательно, большей теплоотдачей на единицу объема. Повышение теплоотдачи компенсируется усилением теплообразовательных процессов в теле животного, а следовательно, усилением кровообращения, что в свою очередь ведет к увеличению сердца. Поэтому меньшие по размерам ястребы-самцы обладают относительно более крупным сердцем.

Наконец, данные по относительному весу сердец снова подводят нас к тому же правилу Бергмана. Это чрезвычайно интересная и до сих пор еще недостаточно изученная закономерность является в сущности закрепленной отбором реакцией организма на изменение температуры. В наиболее северных частях ареала преобладают более крупные особи, обладающие меньшей относительной поверхностью, а следовательно, большей устойчивостью к холоду.

Однако повышение холодоустойчивости животного может быть достигнуто не только путем увеличения размеров, но и физиологически, путем усиления процессов теплообразования, а это последнее, как мы уже указывали, с неизбежностью влечет за собой увеличение размера сердца.

Исходя из этого факта, естественно было бы ожидать наличия более крупного сердца у северных птиц, разумеется, в пределах одного вида. Данные Hesse по весу сердец воробьев показывают, что это действительно так: у германских воробьев сердце весит относительно меньше, чем у ленинградских.

Аналогичная картина получается при сравнении относительного веса сердца моих тетеревятников с приведенными Hesse весами германских тетеревятников, добытых возле Бонна и Берлина (ср. табл. 4 и 6).

Таблица 6 (по Hesse)

Вид	Количество измерений	Пол	Вес тела в г	Относительный вес сердца
Accipiter gentilis	8	♂	823	10,14
Accipiter gentilis	12	♀	1138,8	9,19

Следует также заметить, что цифры Hesse, возможно, являются несколько преувеличенными, так как им использованы не только веса гнездовых экземпляров, но и зимних, кочующих, которые, может быть, происходят с севера или северо-востока. Отбросив зимние экземпляры, мы получили бы еще более резкую разницу в относительных весах сердца северных и южных птиц.

Таким образом, правило Бергмана выражается в данном случае в бо́льших размерах тела северных ястребов, и в лучшем развитии у них сердечной мышцы.

Половые органы

Половые органы всех исследованных птиц находятся в состоянии покоя.

У обеих самок яичники небольшие, плоские, почти одинакового объема как у старой самки (№ 1), так и у молодой (№ 3), которая летом 1938 г. должна была бы впервые приступить к размножению. Зернистая структура яичника лучше заметна у старой самки.

Правые яичники, как это часто бывает у хищных птиц и особенно у Acc. gentilis, развиты не хуже левых и, повидимому, спо-

собны к нормальному функционированию. Яйцеводы сильно разнятся у обеих особей. У старой самки, вероятно, много раз откладывавшей яйца (№ 1), левый яйцевод имеет вид длинной (62,5 мм), плоской, довольно широкой ленты, хорошо заметной на дне брюшной полости (рис. 2). Ширина ее весьма непостоянна, она меняется на отдельных участках в пределах от 3,6 до 1,6 мм, причем образуются довольно резкие местные вздутия и перегибы. Яйцевод молодой самки (№ 3) несколько короче (55,3 мм), гораздо уже, плохо различим среди складок брыжейки. Ширина его не превышает 0,5 мм и на всем протяжении яйцевода не меняется сколько-нибудь заметно. Местных вздутий, перехватов и характерных изгибов, заметных у самки № 1, здесь совершенно нет. Этот признак—неравномерность ширины яйцеводов у размножавшихся птиц—может быть использован для отличия их от неразмножавшихся, как это было предложено Tiechurst (1925).

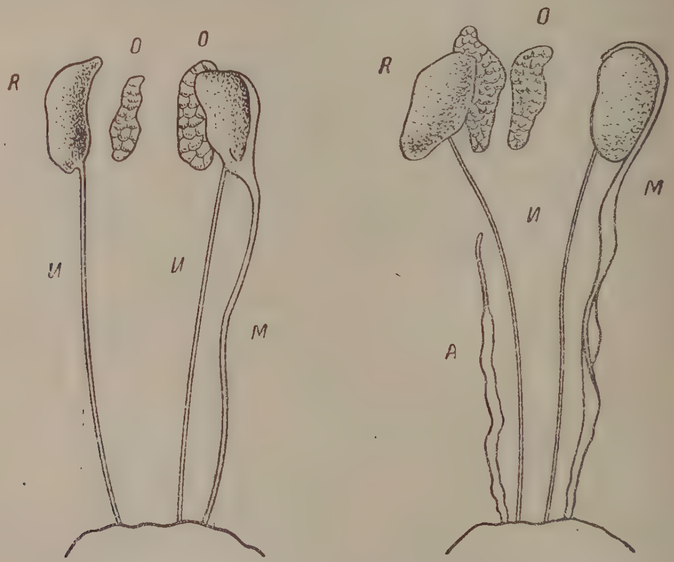


Рис. 2 Мочеполовая система ястребов: № 1♀ (справа) и № 3♀ (слева) (схематизировано). *O* — яичники; *R* — почки; *U* — мочеточник; *M* — яйцеводы; *A* — рудимент правого яйцевода. Видна разница в толщине яйцевода старой самки (№ 1) и молодой, еще не размножавшейся (№ 3). У № 3 виден рудиментарный правый яйцевод (*A*). (Рис. В. М. Модестова)

Замечательной особенностью самки № 1 является присутствие у нее второго (правого) яйцевода, правда, неспособного функционировать. Он состоит из более длинной и толстой каудальной части и очень короткой и тонкой краниальной. Ширина каудальной части составляет около 2 мм, т. е. мало отличается от ширины некоторых участков левого яйцевода. На протяжении каудального отдела ширина почти постоянна, перегибов и вздутий нет. Длина каудального отдела около 33 мм. Резко утончаясь, яйцевод переходит в очень тонкую краниальную часть, длина ее не превышает 3 мм. Конец яйцевода постепенно сходит на-нет, теряясь в складках мезентерия. Воронки, повидимому, не образуется.

Такие случаи нахождения у птиц рудиментов правого мюллерова канала являются большой редкостью.

З а к р е п л я ю щ е е п р и с п о с о б л е н и е п а л ь ц е в н о г и. Еще в 1685 г. Borelli указал на наличие в ногах птиц особой мышцы, ко-

торая, по его мнению, автоматически сжимает пальцы птицы при посадке на ветку, что дает птице возможность даже спать, сидя на ветке. Эта мышца была названа впоследствии обводящей (musc. ambiens) и указанная Borelli функция приписывалась ей весьма долго. Однако впоследствии Sunderval заметил, что мышца совершенно отсутствует у таких типичных древесных птиц, как кукушкообразные и воробьиные, и, наоборот, она имеется у водяных птиц, никогда не садящихся на деревья.

В дальнейшем ряд авторов [Renaut (1872), Ranvier (1889), Thilo (1899)] нашли в пальцах всех птиц (в том числе и воробьиных) особые приспособления, которые, по их указаниям, могут автоматически закреплять — «запирать» — пальцы в согнутом состоянии без всякого участия обводящей мышцы. Наиболее полно это приспособление было исследовано Schaffer (5), он описал их у воробья, вороны, сарыча и ряда других видов, причем у бегающих и плавающих птиц (курицы, утки, аиста, олуши) приспособления оказались развитыми гораздо хуже и находились иногда на пути к полной редукции. Это дает полную уверенность в том, что автоматическое сжимание когтей осуществляется именно этим закрепляющим приспособлением.

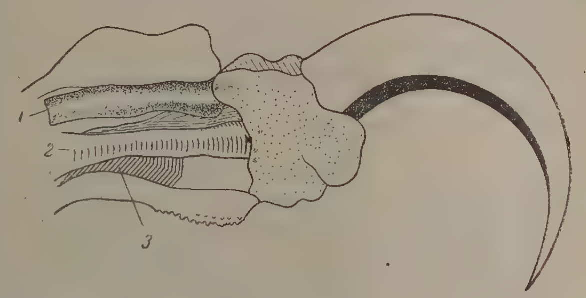


Рис. 3. Закрепляющее приспособление. *1* - фаланга пальца; *2* — сухожилие мускула сгибателя; *3*—сумка сухожилия. На сумке видны поперечные ребрышки. (Рис. В. М. Модестова)

Мной было исследовано закрепляющее приспособление у тетеревятника, оно оказалось сходным с тем, что, по описанию Schaffer, имеется у сарыча.

Устройство и функция приспособления состоят в следующем: сухожилие мускула сгибателя пальцев (mus. flexor digitorum) прикреплено к последней фаланге и сверху покрыто слоем крупных охрящевевших клеток, сообщающих сухожилию легкую поперечную полосатость, которую можно заметить, проводя вдоль сухожилия лезвием скальпеля. Сухожилие заключено в широкую, свободную сумку. Нижняя часть внутренней поверхности сумки покрыта рядом поперечных ребер, они слегка загнуты назад и при небольшом увеличении делают сумку похожей на трахею насекомого. Сухожилие может свободно ходить внутри сумки, не стесняя движений пальцев. Но в тот момент, когда птица садится на ветку и обхватывает ее пальцами, сухожилие, благодаря тяжести птицы, плотно прижимается к нижней поверхности сумки; ребра зацепляются за поперечные полоски на сухожилии, и пальцы фиксируются в согнутом положении. Это и обеспечивает автоматическое прочное обхватывание ветки без всякого участия мускулатуры.

У воробьиных ребра на сумке сухожилия расположены против двух фаланг — III и IV, у хищников — только против одной (предпоследней — IV), ближе к ее проксимальному концу. Расстояния между ребрышками у тетеревятника составляют в среднем 255 μ.

Кроме пассивного закрепления пальцев птицы при сидении на ветке, описанный фиксирующий аппарат играет, повидимому, роль при схватывании когтями добычи. С этой точки зрения важно было сравнить развитие этого приспособления у различных хищных птиц, сопоставив его со степенью развития когтей и способом охоты.

Для этого мной были вскрыты и осмотрены пальцы некоторых других хищников: сапсана (Falco peregrinus), филина, (Bubo bubo), беркута (Aquilla crysäetos), орлана-белохвоста (Haiäetus albicilla).

Особенно интересно было сравнить закрепляющее приспособление тетеревятника и сапсана, так как они резко отличаются по способу схватывания добычи: сапсан бьет ее налету и подхватывает когтями, у тетеревятника же когти служат для закалывания жертвы. Поэтому когти тетеревятника являются гораздо более длинными и мощными, и можно было бы предполагать у него и наибольшее развитие закрепляющего приспособления. Однако оно оказалось совершенно сходным с тем, что имеется у сапсана, а также и у филина. У крупных хищников—беркута и особенно орлана, сухожилие и его сумка отличаются большей мощностью, ребрышки на сумке очень крупные, хорошо заметны простым глазом и расположены реже. У орлана они сидят на расстоянии в среднем 335 μ друг от друга. В остальном закрепляющие приспособления здесь совершенно сходны с теми, что имеются у остальных хищников. Таким образом, прямой коррелятивной связи между строением закрепляющего приспособления и степенью развития когтей не обнаружено.

Выводы

1. Пропорции скелета у исследованных самцов и самок ястребов оказались совершенно сходными. Это относится и к тазовому поясу, в противоположность тому, что установлено в литературе для многих других птиц, у которых самки обладают более широким тазом, приспособленным к прохождению яиц.

Отсутствие у ястребов этого признака можно объяснить наличием у них весьма резкого полового диморфизма по величине. Повышение «проходимости» таза достигнуто у самок ястребов путем увеличения его абсолютных размеров, у других хищников отчасти и путем изменения формы.

Длина грудины может быть использована для иллюстрации правила Бергмана.

Грудная мышца (musc. pectoralis) развита у ястребов весьма хорошо, ее относительный вес таков же, как у лучших летунов среди хищников — соколов.

2. Относительный вес сердца у самцов несколько выше, чем у самок. Это объяснется, с одной стороны, большей подвижностью самцов, с другой — их меньшей величиной (мелкие животные имеют в общем относительно более крупное сердце). Относительный вес сердца ястребов изменяется и географически, в пределах данного вида он выше у экземпляров из более северных частей ареала. Такая закономерность в степени развития сердца является в сущности одним из выражений правила Бергмана.

3. Сравнение структуры яйцеводов старой и молодой самок дает четкий признак для отличения размножавшихся самок от неразмножавшихся. У первых яйцевод широкий, лентовидный, с рядом местных вздутий и перегибов; у вторых он тонкий, узкий, ширина его равномерна на всем протяжении. У одной из самок мы встретились с весьма редким случаем наличия рудиментарного правого яйцевода — мюллерова канала.

4. В пальцах ноги исследовано особое закрепляющее приспособление, которое обусловливает возможность автоматического (без участия нервномышечного аппарата) обхватывания пальцами ветки дерева во время спокойного сидения птицы и даже ее сна.

Сравнение этого приспособления у ряда хищников (ястреб, филин, сапсан, беркут, орлан-белохвост) показало, что строение его в об-

щем весьма однотипно. Прямой зависимости в строении закрепляющего приспособления, с одной стороны, и степенью развития когтей и способом схватывания добычи — с другой, обнаружить не удалось.

В заключение мне хочется выразить свою глубокую благодарность проф. Г. П. Дементьеву, без руководства и содействия которого эта работа не могла бы быть закончена.

В. М. Модестову я чрезвычайно благодарен за выполнение иллюстрирующих работу рисунков.

ЛИТЕРАТУРА

1. Groebbels F., Der Vogel, Bd. 1, Berlin, 1932.—2. Hesse R., Zool. Jahrbücher. Abt. für Allgem. Zoologie, Bd. 38, 1921. — 3. Kattinger E., Journ. f. Ornitologie, IXXVII, H. 1, 1929. — 4. Kleinschmidt O., Falco palumbarius, Halle, 1923. — 5. Schaffer I., Leitsch. f. wiss. Zoologie, Leipzieg, 1903.

SOME MATERIALS ON THF BIOLOGICAL ANATOMY OF THE GOSHAWK (ACCIPITER GENTILIS L.)

by G. M. Kaftanovsky

(The Zoological Museum of the University of Moscow)

Summary

The author has investigated four specimens of the Goshawk (Accipiter gentilis buteoides, Menzb.) brought from the town of Slobodsky, Kirov district. Measurings and weighings are summarized in Table 1.

The weight of a young male (№ 4) killed in his first postnesting period, shows that young birds are quite formed even in their first winter. Characters of sexual dimorphism failed to be detected, which may be accounted for by a large absolute size of females, and consequently by a large absolute size of the pelvis. A greater adaptability of the latter for the passage of egge is reached here not by a modification of its form (as in parrots, falcons and buzzars), but by an absolute increase of its dimensions iu females. The length of the sternum in comparison with that of Sardinian, German and Norwegian Goshawks (see Table III) confirms Bergman'rule.

The relative weight of the heart (in percentages of body weight) proves to be greater in males, which is connected with the rule established by Hesse, namely: the smaller the bird, the higher is the relative weight of its heart. It may be that in this case a greater mobility of males is of some significance. A comparison between northern Russian and German birds (see Tables IV and VI) indicates that in the former the relative weight of the heart is higher. In female № 3 kept in captivity, the emaciation affected also the heart whose absolute and relative weight was below the norm.

A rudimentary right oviduct was found in one of the females, the length of which was half as great as that of the normal left one. The oviduct of an old female, which had bred many times, exhibited local inflations and bends as well as an unequal breadth, traits distinguishing it sharply from the oviduct of a young bird that had never bred. A certain grasping adaptationg («Sperrvorrichtung») has been investigated in the digits of hawks and some other predators, a detailed description of which was given by Schaffer (1903) in the case of the buzzard, sparrow and other birds. That adaptation in the Hawk proved to be of a great likeness to what is found in the Peregrine, differing but little from somewhat stronger and coarser adap ations of the Sea-Eagle and Golden-Eagle.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 6

ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ ДОМОВОГО СЫЧА В СВЯЗИ С ГЕОГРАФИЧЕСКИМИ И СТАЦИОНАРНЫМИ УСЛОВИЯМИ И СЕЗОНАМИ ГОДА

Т. Дунаева и В. Кучерук

(Из лаборатории зоологии позвоночных МГУ)

I. ВВЕДЕНИЕ

Изучение питания хищных птиц необходимо для решения ряда вопросов биологии вида, определения степени пользы или вреда, приносимых видом в каком-либо районе, и воздействия его на фауну последнего.

При исследовании питания хищника в различных местообитаниях и за разные сезоны выявляется пластичность его питания и, следовательно, его роль и ниши, занимаемые им в различных биоценозах.

Наша статья, содержащая в себе обзор и сравнение питания домового сыча из четырех точек его ареала, показывает, как различается питание этого вида и, следовательно, как может изменяться его значение в различных районах.

Материал, характеризующий питание отдельных семей сыча, дает возможность установить, что и в пределах одного района у различных семей этого хищника наблюдаются значительные изменения в составе пищи.

То же можно сказать и о сезонной изменчивости питания, которая обусловливается изменениями условий ловли и биологическими особенностями самого хищника и поедаемых им жертв.

Все это заставляет сказать, что вопросы питания наших хищников как одной из важнейших сторон их биологии требуют всестороннего изучения в различных местах нашего Союза.

Объект нашей работы—домовой сыч (Athene noctua) является птицей, широко распространенной в средней и южной полосе СССР. На значительном пространстве своего ареала он является оседлой птицей, что еще увеличивает его значение в этих районах. Особенно важным является то, что сыч в значительном количестве селится в постройках человека и является одним из наиболее легко привлекаемых к населенным пунктам видам среди пернатых хищников нашего Союза.

В нашей статье приведены результаты обработки 306 погадок домового сыча (Athene noctua) из различных частей его ареала.

225 погадок были собраны летом 1936 г. при работе В. Кучерука в урочище Сассык-шау, в 80 км на В-Ю-В от Н. Уштагана (Джангалинский район, Западный Казахстан).

Часть погадок, а именно 104 штуки, были собраны единовременно в конце августа, и время их появления не может быть точно установлено. Повидимому, их можно отнести к июлю—августу. Остальные погадки—121 штука—были собраны в течение сентября и характеризуют питание сыча за этот период.

Кроме погадок, для характеристики питания сыча послужили остатки пищи, приносимой сычом в места гнездования, где собирались и погадки. Энтомологический материал определялся аспирантом МГУ М. Румянцевым и студентом О. Крыжановским.

45 погадок были собраны в конце июля 1937 г. в Бердянском районе Украины. Материал из юго-восточной Туркмении (окрестности Рабат-Кашана, в 45 км к югу от Тахта-Базара) в количестве 36 погадок был собран в конце июня 1937 г. [1]

Разбор и определение содержимого погадок (за исключением Insecta) производились авторами совместно. Разделы «Обзор питания домового сыча в некоторых точках ареала» и «Сравнение питания в разных точках ареала» написаны Т. Дунаевой; В. Кучерук написаны разделы «Особенности питания разных семей сыча» и «О выборочности в питании сыча».

II. ОБЗОР ПИТАНИЯ ДОМОВОГО СЫЧА В НЕКОТОРЫХ ТОЧКАХ АРЕАЛА

Характеристика питания athene nostua в западном казахстане за летний период (июнь — август) приведена в табл. 1[1].

Таблица 1. Анализ 104 погадок Athene noctua за летний период до сентября

	Встречи	%	Количество экземпляров
Reptilia	17	16,3	26
Eremias arguta	15	14,5	20
Phrynocephalus quttatus	2	1,9	4
Phrynocephalus mystaceus	1	0,9	2
Mammalia	81	77	93
Rodentia	73	70,1	79
Mus musculus	22	21,1	23
Pallasiomys meridianus	24	23	24
Meriones tamaricinus	2	1,9	2
Dipus sagitta	2	1,9	2
Microtinae (ближе не определенные)	1	0,9	1
Rodentia (ближе не определенные)	27	25,9	27
Soricidae	9	8.6	13
Diplomesodon pulchellum	8	7,7	10
Crocidura suaveolens	2	1,9	2
Soricidae (ближе не определенные)	1	0,9	1
Aves	1	0,9	1
Insecta	83	79,7	

В разобранных нами за этот период погадках (104 шт.) первое место по числу встреч занимают насекомые (79,7% всех встреч). Затем почти такова же встречаемость млекопитающих (77%) и, наконец, рептилии составляют всего лишь 16,3%. Среди млекопитающих преобладают грызуны (70,1%), представленные в основном песчанкой Pallasiomys meridianus и мышью Mus musculus.

Интересно отметить, что наибольшее число встреч среди Soricidae падает на пегую землеройку (Diplomesodon pulchellum) — 7,7% встреч и 10 экземпляров, тогда как Crocidura suaveolens обнаружена всего лишь в 2 погадках (1,9%).

Насекомые представлены наиболее полно отрядом жесткокрылых (Coleoptera)—69,2%, среди которых преобладают жуки семейства жужелиц (Carabidae) 27,8%. Жуки из сем. навозников Scorabaeidae 27,8%. Жуки из сем. чернотелок (Tenebrionidae) составляют 16,3% встреч.

Исследование питания за сентябрь позволяет отметить некоторые перемены в соотношении групп, входящих в состав пищи сыча. Так, из табл. 3 видно, что первое место по числу встреч попрежнему занимают насекомые, а процент встреч млекопитающих снизился до 56,2, тогда как встречаемость ящериц поднялась с 16,3 до 44,6%.

[1] Авторы приносят благодарность Н. П. Наумову и А. П. Кузякину за предоставление материалов по питанию сыча из двух этих районов.

Таблица 2. Список насекомых, встреченных в 104 погадках сыча за летний период до сентября

Вид пищи	Число встреч	%	Число экземпляров
Отр. Coleoptera	72	69,2	126
Сем. Scarabacidae	29	278	31
« Meloidae	1	0,9	1
« Chrysomelidae	2	1,9	2
« Carabidae	29	27,8	55
« Alleculidae	9	8,6	19
« Tenebrionidae	17	16,3	26
Отр. Orthoptera	29	27,8	38

Резко изменилось и соотношение видов внутри этой группы; преобладание, особенно резкое в количестве экземпляров, получает круглоголовка Phrynocephalus guttatus — 28,2% и 78 экземпляров.

Таблица 3. Анализ 121 погадки Athene noctua, собранной в сентябре

Вид пищи	Число встреч	%	Количество экземпляров
Reptilia	54	44,6	149
Eremias arguta	33	27,2	45
Phrynocephalus guttatus	34	28,2	78
Phrynocephalus mystaceus	2	1,6	2
Reptilia (ближе не определенные)	4	3,3	4
Mammalia	68	56,2	74
Rodentia	59	48,7	60
Mus musculus	12	9,9	12
Pallasiomys meridianus	15	12,4	15
Ellobius talpinus	1	0,8	1
Dipus sagitta	2	1,6	2
Rodentia (ближе не определенные)	30	24,8	30
Soricidae	14	11,5	14
Diplomesodon pulchellum	11	9,1	11
Crocidura suaveolens	1	0,8	1
Soricidae (ближе не определенные)	2	1,6	2
Insecta	93	76,8	

Уменьшился процент встреч грызунов; внутри этой группы соотношения не изменились; но здесь в материале встречено большое количество неопределенных остатков.

Среди Sociridae все также первое место занимает путорак (9,1%). Среди насекомых, пойманных сычом за этот период, количество встреч прямокрылых по сравнению с предыдущими данными увеличилось более чем на 10%, причем появилось резкое преобладание встреч медведки.

Встречаемость жуков Coleoptera снизилась с 69 до 57%, причем бросается в глаза большое количество жуков-чернотелок. Встреченные в погадках остатки гусениц семейства бражниковых (Sphinqidae) и остатки представителей Hymenoptera, повидимому, случайны и не имеют существенного значения в питании сыча.

Из приведенных данных следует, что основными объектами питания сыча в условиях волжско-уральских песков являются насекомые, грызуны и ящерицы. Соотношения этих групп в различные сезоны будут изменяться в зависимости от изменения внешних условий.

Таблица 4. Список насекомых, встреченных в 12 погадках сыча в сентябре

	Число встреч	%	Количество экземпляров
Отр. Coleoptera	68	57	130
Сем. Scarabaeidae	18	14,9	19
« Curculionidae	1	0,8	1
« Meloidae	2	1,6	2
« Alleculidae	9	7,4	12
« Carabidae	33	27,2	44
« Tenebrionidae	19	15,7	52
Отр. Orthoptera	49	40.4	53
« Lepidoptera сем. Sphinqidae (гусеницы)	1	0,8	1
« Hymenoptera	2	1,6	2
Сем. Formicidae	1	0,8	1

Ввиду установленного изменения численных соотношений этих трех групп нельзя сказать, какая из них занимает главенствующее положение в питании сыча; более целесообразно будет считать их почти равноценными компонентами.

Таким образом, домовой сыч в условиях волжско-уральских песков может быть назван «полифагом», что противоречит определению, данному этому виду, как только «миоэнтомофагу», Жарковым и Тепловым (1932).

Рассматривая данные по питанию сыча из Бердянского района УССР, мы можем наметить две основных пищевых группы: грызуны 97,7% и насекомые – 62,2% встреч (табл. 5).

Таблица 5. Анализ 45 погадок домового сыча, июль 1937 г., Бердянский район УССР

Виды пищи	Число встреч	%	Количество экземпляров
Млекопитающие	44	97,7	
Rodentia	44	97,7	57
Murinae – мыши	11	24,4	13
Mus musculus	7	15,5	7
Sylvaemus sylvaticus	2	4,4	2
Murinae (ближе не определенные)	4	8,8	
Microtinae—полевки	15	39,8	15
Microtus arvalis	4	8,8	4
Microtus socialis	4	8,8	4
Lagurus lagurus	1	2,2	1
р. Mucrotus sp	4	8,8	4
Microtinae (ближе не определенные)	2	4,4	2
Rodentia (ближе не определенные)	17	37,7	17
Cricetulus migratorius	10	22,2	12
Aves	3	6,6	
Reptilia	1	2,2	
Insecta	28	62,2	

Среди грызунов преобладающими являются полевки—33,3%, представленные тремя видами; затем мыши – 24,4%, преимущественно Mus musculus hortulanus и в значительном числе встречен серый хомячок Cricetulus migratorius—22,2%.

Остатки птиц обнаружены всего в трех погадках и, повидимому, не составляют основной группы пищи. Ящерицы, представленные в этом районе достаточно многочисленной Lacerta agilis, встречены только в одной погадке.

Насекомые, поедаемые сычом, принадлежат все к отряду жесткокрылых Coleoptera. Наибольшее число встреч приходится на семейство навозников и хрущей Scarabaeidae (37,7%) и семейство жужелиц Carabidae (35,5%) (табл. 6).

Таблица 6. Список насекомых, встреченных в 45 погадках сыча (Athene noctua). Бердянский район УССР. Июль 1937 г.

	Число встреч	%
Отр. Coleoptera—жесткокрылые	28	62,2
Сем. Scarabaeidae—навозники и хрущи	17	37,7
« Staphylinidae— хищники	4	8,8
« Carabidae—жужелицы	16	35,5
« Tenebrionidae—чернотелки	2	4,4

Небольшой материал из юго-восточной Туркмении позволяет и здесь констатировать преимущественное поедание сычом мелких грызунов (83,3%), из которых наиболее многочисленна по числу встреч бухарская полевка.

У гнезда сыча найдены остатки следующих животных:

1) Phaiomys bucharensis—33 экземпляра; 2) Ellobius talpinus—3 экземпляра; 3) Mus musculus—4 экземпляра; 4) Meriones erythrourus—2 экземпляра; 5) Rhombomys opimus—2 экземпляра; 6) ящерицы (?) 2 экземпляра; 7 птицы (?)—3 экземпляра.

Таблица 7. Анализ 36 погадок сыча из юго-восточной Туркмении. Июль 1937 г.

Виды пищи	Число встреч	%
Mammalia	32	88,8
Rodentia	30	83,3
Phaiomys bucharensis	25	69,4
Meriones erythrourus	1	2,7
Mus musculus	1	2,7
Rodentia (ближе не определенные)	3	8,3
Soricidae	2	5,5
Crocidura suaveolens	2	5,5
Insecta	5	13,8

Землеройки, а именно белозубка (Crocidura suaveolens), отмечены всего в двух погадках и занимают, повидимому, незначительное место в питании сыча. То же можно сказать о ящерицах, которые встречены в остатках в количестве двух экземпляров разных видов, и о птицах, остатки которых были обнаружены в гнездовой подстилке сыча.

Роль насекомых в этот период выражена незначительным числом встреч: в остатках у гнезда определить их количество не представлялось возможным.

III. РАЗЛИЧИЯ В ПИТАНИИ СЫЧА В РАЗНЫХ РАЙОНАХ

Сравнивая материалы по питанию сыча из 1) Джангалинского района Западного Казахстана, 2) Рабат-Кашана юго-восточной Туркмении, 3) Бердянского района (Украина), 4) Дрожжановского района Татарской республики (Жарков и Теплов, 1932), можно отметить значительные различия в составе пищи этого вида в разных районах.

Резко изменяются соотношения различных групп животных, служащих пищей сычу. Так, например, ящерицы, занимающие одно из первых мест в питании сыча из Западного Казахстана, совершенно отсутствуют в погадках из Татарской республики и представлены только единичными экземплярами в остатках у гнезда сыча в юго-восточной Туркмении и Украине.

Роль насекомых в питании сыча крайне различна в разных районах обитания.

В Западном Казахстане сыч ловит большое количество насекомых главным образом из семейств Scarabaeidae, Tenebrionidae и Carabidae, а также зеленых кузнечиков и медведок отр. Orthoptera.

Значение различных насекомых в питании сыча изменяется в разные сезоны, что хорошо видно на нашем небольшом материале.

В питании сыча, населяющего юго-восточную Туркмению, насекомые, повидимому, не имеют такого преобладания. Так, процент встреч в погадках составляет всего 13,8. Цифра эта не является вполне достоверной из-за малого количества данных (определения насекомых в данном случае не было произведено, так что судить о видовом составе этой группы невозможно).

Сравнительно много насекомых встречается в погадках сыча из Татарской республики, где первенствующее место занимают также пластинчатоусые (Scarabaeidae)—23% всех встреч.

В питании сыча из Бердянского района УССР насекомые также занимают значительное место (62,2%).

Во всех этих районах сыч в основном питается крупными жуками семейства Carabidae – жужелицы и Scarabaeidae—навозники. Можно сказать, что для этих районов (за исключением юго-восточной Туркмении, где определения насекомых не было произведено) присутствие в районе сыча жуков семейства Carabidae и Scarabaeidae так же характерно, как и поедание ими мелких грызунов. В волжско-уральских песках сюда еще входят в значительном количестве жуки семейства Tenebrionidae и представители отряда прямокрылых.

Из млекопитающих грызуны наиболее постоянный компонент в питании сыча, но и здесь мы видим большие колебания в удельном весе этой группы. Так, в УССР процент числа встреч грызунов составляет 97,7; в Татарской республике—92,4; в юго-восточной Туркмении—83,3 и в районе волжско-уральских песков мы имеем за летний период 70% встреч грызунов, а в сентябре 48,7%.

Ничтожное место в питании сыча в условиях Западного Казахстана, УССР и юго-восточной Туркмении занимают птицы, тогда как в Татарской республике число встреч птиц составляет 10% и ловлю их сычом нельзя назвать случайной.

Совершенно отсутствуют в питании сычей трех первых районов амфибии, несмотря на многочисленность зеленой жабы в волжско-уральских песках и наличие амфибий в УССР. Встречаемость амфибий невелика и в материалах Татарской республики—всего 10 встреч (5,4%).

Следует отметить сравнительно большое число землероек, входящих в состав пищи сыча из волжско-уральских песков, именно путорака (Diplomesodon pulchellum), считающегося редким зверком. Так, Ралль (1935) пишет, что среди более чем 10000 отловленных экземпляров микромаммалия было поймано всего 2 путорака, что он объясняет «крайней бедностью этого вида индивидуумами».

Различия кормового режима домового сыча в разных частях его ареала выражаются не только в изменениях видового состава внутри различных групп животного, но и в изменении удельного веса отдельных групп и в появлении новых.

Принимая во внимание также сезонные колебания в составе пищи, следует считать Athene noctua хищником—полифагом, т. е. питающимся теми доступными ему животными, которые встречаются в данном районе и в данное время в значительном количестве.

Повидимому, эта пластичность в использовании природных кормовых ресурсов характерна для многих видов хищников, и потому при изучении их питания будет особенно интересен возможно более широкий охват районов обитания вида.

IV. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ РАЗЛИЧНЫХ СЕМЕЙ СЫЧА

Для выяснения вопроса, насколько разнится питание у разных семей сыча, обитающих в одном и том же районе, мы собирали отдельно погадки из трех пунктов (гнездовых участков). Были собраны погадки, отрыгнутые сычом в течение сентября. Пункты сбора погадок располагаются на расстоянии 10—15 км друг от друга.

Волжско-уральские пески состоят из мозаичного комплекса трех основных компонентов: сыпучих песков, в различных стадиях зарастания, песчаной степи и солончаков.

В территорию охотничьего района сычей, вследствие этой мозаичности, неминуемо входят все элементы этого ландшафта. Таким образом, все три семьи сычей находились примерно в равных условиях, т. е. могли использовать фауну любого элемента этого комплекса песков. Несмотря на это, оказалось, что питание каждой семьи характерно для нее и отличается от питания соседних семей (табл. 8).

В семье № 1 из обитаемой землянки «кстау» на берегу сора[1] основные группы пищи по их значимости (процент встреч) располагаются следующим образом; насекомые—87,5%; млекопитающие—62,5%, рептилии—41%, птицы—1,7%; среди насекомых наибольшее значение имеют Gryllotalpa gryllotalpa—48,2%; жуки семейства Carabidae—39,9% и Scarabaeidae—21,4%; среди млекопитающих: песчанка Pallasiomys meridianus—17,8%. Mus musculus—8% и Diplomesodon pulchellum—8%; среди рептилий Eremias arguta—32,1% и Phrynocephalus guttatus—28,8%.

Таблица 8

Количество погадок	Место сбора					
	I		II		III	
	56		36		28	
	число встреч	%	число встреч	%	число встреч	%
Reptilia	23	41	28	77,7	4	14
Mammalia	35	62,5	7	19,1	27	96,4
Rodentia	29	51,8	7	19,1	24	85,7
Soricidae	8	14,3	—	—	7	25
Aves	1	1,7	—	—	—	—
Insecta	49	87,5	19	52,7	24	85,7

В семье № 2 (из разрушенной соломенной землянки среди мелкобугристых песков) ос овные группы пищи располагаются в с едующем порядке: рептилии—77,7%, насекомые—52,7%, млекопитающие—19,1%. Среди рептилий наибольшее значение имеют Phryno-

[1] Сор—соленое озеро.

cephalus guttatus—52,7% и Eremias arguta—33,3%. Среди млекопитающих Mus musculus встречается наиболее часто, тогда как насекомоядные совершенно не встречены в погадках этой семьи.

В семье № 3 (из могил, стоящих на степном участке, среди большого массива крупнобугристых песков) основные группы пищи располагаются в следующей последовательности: первое место по частоте встреч занимают млекопитающие (96,4%), затем немногим меньше частота встреч насекомых (85,7%), и рептилии представлены в 14% встреч.

Среди млекопитающих наибольшее значение имеют Pallasiomys meridianus (25%), Diplomesodon pulchellum (25%) и Mus musculus (14,3%). Среди насекомых Gryllotalpa Grillotalpa (34,1%) и жуки семейств Scarabaeidae (39,1%) и Tenebrionidae (35,7%). Из рептилий — Eremias arguta (7,1%).

Таким образом, пользуясь терминологией Жаркова и Теплова (1932), нам пришлось бы назвать сычей семьи № 1 полифагами, семьи № 2 — герпето-энтомофагами и семьи № 3 — мио-энтомофагами.

Из приведенного выше материала следует, что отдельные индивиды и семья одного и того же вида в пределах ограниченного района различно используют кормовые возможности этого района. Следовательно, давать характеристику питания вида, даже в ограниченном районе, по сборам из одного гнезда невозможно, потому что питание отдельной семьи в ряде случаев может неправильно, односторонне характеризовать питание вида в данном районе. Авторы считают, что для характеристики питания, а особенно для определения экономического значения какого-либо вида в определенном районе нужен материал из нескольких точек (минимум 3—5), количество же погадок, необходимое для этого, будет всецело зависеть от характера питания вида: чем оно разнообразнее, тем большее количество погадок нужно для достоверных выводов.

V. О ВЫБОРОЧНОСТИ ПИТАНИЯ СЫЧА

Существует ли в питании сыча разными животными выборочность? Пидопличка (1930) приходит к отрицательному ответу, он считает, что совы поедают все население района их охоты, с которым они могут справится. Поедание, по его мнению, происходит в тех же соотношениях, которые встречаются в природе, что он иллюстрирует поеданием совами амфибий.

Выборочность в питании одного вида животного может зависеть от двух причин: от того, каких животных хищник пытается поймать, и еще в большей степени от того, что он может поймать. Кучерук и Рюмин (1935) показали, что, несмотря на преобладание в стогах по сравнению с полевками (Microtus arvalis) мышей (Apodemus agrarius и Micromys minutus), остатки пищи мелких куньих (Mustella nivalis и Putorius putorius) в этих стогах состоят исключительно из серой полевки. В данном случае, очевидно, действовала вторая причина—большая подвижность и в связи с этим большая трудность ловли мышей.

У сыча по использованию млекопитающих существует значительная выборочность, зависящая, повидимому, от второй причины. В период сборов материалов по питанию сыча в этом же районе производился (для других целей) массовый отлов мелких млекопитающих. Отлов производился капканчиками и живоловками Демяшева, путем расстановки их у нор без приманки. Таким образом, улов отражал поверхностную (наземную) активность зверков и, следовательно, вероятность их встречи с хищником. Из 2000 с небольшим отлов-

ленных зверков 98% пришлось на долю полуденной песчанки (Pallasiomys meridianus) и лишь 0,4% на долю путорака (Diplomesodon pulchellum). В разобранных нами 225 погадках сыча из 173 экземпляров млекопитающих на долю полуденной песчанки приходится 24,8%, а на долю путорака—13,3%. Таким образом, отлов сычом песчанки относительно ее встречаемости уменьшился почти в 4 раза, а путорака увеличился в 33 раза.

Авторы приходят к выводу, что на основании исследования погадок можно говорить о качественном составе популяции мелких млекопитающих, но эти данные далеко не отражают истинных соотношений видов в популяции и поэтому пользоваться «погадковым» методом Пидоплички для количественной характеристики видов в популяции мелких млекопитающих возможно лишь при строгом учете биологических особенностей видов животных—жертв и самого хищника.

VI. ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основании изложенного выше можно сделать следующие выводы:

1. Сыч является типичным полифагом, использующим в различных точках своего ареала животные корма в разных соотношениях.

Таблица 9. Роль основных кормов в различных точках ареала сыча в %

Вид корма	Западный Казахстан	Южная Туркмения	Татарская республика	Южная Украина
Мышевидные грызуны	70—49	83	92	97,7
Птицы	Около 1	Около 2	10	6,6
Рептилии	16—44	» 2	—	2,2
Амфибии	—	—	5,4	—
Насекомые	77—80	13,8	30,4	63,6

Наиболее постоянными компонентами питания сыча в степной и лесостепной полосе являются грызуны и насекомые, в полупустынных и пустынных участках ареала, наряду с ними, большое значение приобретают рептилии. Сыч питается преимущественно бегающими или ползающими формами, причем среди сходных по биологии форм чаще попадаются ему, естественно, те, которые медленнее передвигаются.

2. Отдельные семьи сычей в пределах ограниченного района по своему питанию различаются настолько, что могут быть отнесены в различные группы (полифаги, энтомо-герпетофаги, мио-энтомофаги).

Эти различия в питании отдельных семей сыча можно объяснить а) питанием каждой семьи в специфичной для нее стации, б) специфичной избирательной способностью по отношению к различным кормам у каждой семьи.

3. В питании сыча существует определенная выборочность (избирательная способность), обусловленная двумя причинами. Первая заключается в том, что сыч пытается ловить не всех животных, которых он может поймать. Отсутствие в питании сыча амфибий (жаб),

несмотря на их обилие, легкость добывания и совпадения активных периодов в суточных циклах, может быть объяснено только этим. Амфибий сыч использует, повидимому, только в неблагоприятных кормовых условиях. Вторая причина—в том, что сыч может поймать далеко не все то, что он пытается ловить; такие быстро передвигающиеся виды, как тушканчики, несмотря на их многочисленность, почти не играют роли в питании сыча, и, напротив, медленно передвигающийся и ярко окрашенный путорак (Diplomesodon pulchellum), несмотря на свою относительную редкость в волжско-уральских песках, играет в питании сыча довольно значительную роль.

Из ряда групп животных, поедаемых сычом, хозяйстенно важные формы могут встретиться только среди млекопитающих и птиц. Из 29 видов[1] млекопитающих, входящих в пищу сыча, 10, а именно Microtus arvalis, Microtus socialis, Lagurus lagurus, Arvicola amphibius, Mus musculus, Sylvaemus sylvaticus, Apodemus agrarius, Cricetus cricetus, Citellus suslicus, Citellus pygmaeus, относятся к основным широко распространенным видам вредителей сельского хозяйства; 10—Microtus oeconomus, Evotomys glareolus, Ellollus talpinus, Micromys minutus, Cricetulus migratorius, Pallasiomys meridianus, Meriones tamaricinus, Meriones erythrourus, Rhombomys opimus, Dipus sagitta—относятся к вредителям второстепенным и местного значения и, наконец, к видам, значение которых невелико или мало изучено, относятся 9 поедаемых сычом видов: Pitymus subterraneus, Phaiomys. bucharensis, Sicista nordmanni, Sorex araneus, Sorex minutus, Crocidura leucodon, Crocidura suaveolens, Neomys fodiens, Diplomesodon pulchellum.

Следует отметить, что в основном сыч поедает главнейших вредителей (837 экземпляров) и в значительно меньшем количестве второстепенных вредителей (190 экземпляров) и мало значащих видов (109 экземпляров). Среди насекомых сыч ловит в основном жуков из семейств пластинчатоусых (навозников и хрущей), преимущественно крупные формы, жужелиц, чернотелок, а также прямокрылых (зеленый кузнечик и медведка).

На основании изложенного выше следует признать, что польза, приносимая сычом уничтожением вредных грызунов и некоторых насекомых, во много раз превышает вред, приносимый сычом при поедании им полезных насекомых (p. Carabus и p. Platysma) и птиц, причем последние ловятся сычом сравнительно редко. Приведенный материал указывает на несомненную полезность этого вида и потому его следует привлекать к селениям человека, тем более что домовой сыч охотно заселяет искусственные гнездовья (Коротнев, 1931).

ЛИТЕРАТУРА

1. Виноградов Б. С. и Оболенский С. П., Вредные и полезные в сельском хозяйстве млекопитающие. Сельхозгиз, М.—Л., 1932.—2. Жарков и Теплов Труды Волжско-Камской охот-пром. биостанции, в. 2, 1932.—3. Коротнев Н. И. Полезные в сельском хозяйстве птицы и защита их. Сельхозгиз, М.—Л., 1931.—4. Кучерук В., Рюмин А. Динамика численности серой полевки (Microtus arvalis Pallb.) в условиях Московской области. Сборник студенческих работу МГУ, в. 3, 1938.—5. Пидопличка П. Г Шкідливы грызуни правобережного лісостепу та значіния окремих групп у с.—господарстві Киевск. крайова с. г. досп. станции. Відд. эколог., в. 63, 1930.—6. Пидопличка И. Г. Институт зоологіі та биологіі АН УРСР. Збірник праць Зоологічного музею № 19, 1937.—7. Ралль Ю. М. Вестн микроб. эпидем. и паразитол., т. XIV, в. 2, 1935.—8. Ралль. Доклады Академии наук. т. III (VIII), № 8, 68, 1935.—9. Формозов А. Н. Зоол. журн., т. XIII, в. 4, 1934.—10. Формозов А. Н. и Бируля Н. Б., Ученые записки МГУ, в. XIII, 1937.—, 11. Uttendörfer O., Abhandlungen der Naturforschendengeselschaft zu Gorlitz. Bd., 31, 1930.

[1] Количество видов и экземпляров млекопитающих получено в результате суммирования данных Пидопличка (1937), Жаркова и Теплова (1932) и авторов.

THE FEEDING OF THE BARN OWL IN CONNECTION WITH SEASON, GEOGRAPHICAL AND ECOLOGICAL DISTRIBUTION

T. Dunaev and B. Kutcheruck

(The Laboratory of the Zoology of Vertebrates, Moscow State University)

The authors have analysed 306 pellets of Athene noctua from the following regions of area of distribution of this nocturnal bird of prey: Semidesert Djangolin region of the Western Kazakhstan, the Black Soil. steppe of Berdyansk region, Ukrainian SSR and deserts in the South East of the Turkmenian SSR. According to the character of its food Athene noctua is a typical polyphag. This is conformed by the following table.

Main Food components of Athene noctua

Food	Western Kazakh-stan in %	South Turkme-nistan in %	Tatar Republic in %	South Ukraine in %
Mice-Rodents	49—70	83	92	97,7
Birds	about 1	about 2	10	6,6
Reptilia	16—44	about 2	—	2,2
Amphibia	—	—	5,4	—
Insects	77—80	13,8	30,4	63,6

Note. The data concerning feeding in the Tartar SSR are cited according I. V Sharkoff and V. P. Teplov (1932)

The must important place in the food of the owls of steppe and forest-steppe region is occupied by the rodents and insects, and in the desert and semidesert region Reptilia are added to the former.

Separate families of owls living in close neiboughrhood nevertheless differ in their food, as they hunt in different habitats and apparently posses different food preference.

The owls seldom and unwilligly eat the amphibia and among rodents they cannot catch the jarboas with are to agile and rapid for them. The owls eat mostly harmful rodents and everywhere they must be consedered as birds very useful for agriculture.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 ВЫП. 6

МАТЕРИАЛЫ К МЕТОДИКЕ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ МЕЛКИХ КИТООБРАЗНЫХ[1]

И. И. Барабаш-Никифоров

Технические трудности, с которыми сопряжено получение любых материалов по китообразным, создают весьма невыгодные условия для изучения систематики этой группы животных. В данной плоскости особенно сложно, конечно, обстоит дело с крупными формами китов.

Сравнительно мелкие, добываемые в большом количестве формы китообразных, хотя и легче допускают сбор нужного материала, тем не менее не дают всех тех возможностей, которыми располагают систематики, изучающие наземных млекопитающих. При изучении любых китообразных отсутствует возможность детального сравнительного анализа особей из разных географических районов по окраске и ряду других признаков. Материал тут всегда носит текучий характер, так как добытые животные доступны для осмотра и изучения лишь самое короткое время (в момент разделки партии на промысле).

Указанными обстоятельствами в достаточной степени объясняется крайняя недостаточность наших знаний в области систематики китообразных. Едва ли поэтому требует доказательства необходимость всестороннего освещения современных методов работы в этой области.

В настоящей статье приводятся конкретные примеры примененной автором методики систематического исследования в отношении белух и черноморских дельфинов. Сравнительно большой систематический материал по названным китообразным должен быть полностью учтен, так как некоторые построенные на нем выводы смогут принести несомненную пользу в дальнейшем развертывании у нас изучения систематики китообразных[2].

В период, когда автором было начато его исследование, нам не были еще известны материалы по систематике китов Антарктики, собранные английской экспедицией «Discovery».

Таким образом, вся методика систематических исследований, изложенная в настоящей статье, была целиком разработана автором.

Ознакомление с работами «Discovery» привело автора к заключению о нецелосообразности механического переноса всех методических установок названной экспедиции в практику систематических исследований мелких китообразных. Методика «Discovery» касается пока трех видов крупных китов и полностью может быть применена лишь в области изучения систематики наших крупных китов (наша китобойная флотилия в своих научных работах и пользуется схемой «Discovery»). Что касается мелких китообразных, то условия их таксономического изучения настолько отличны в силу

[1] Статья основана на опыте работ, проведенных автором в лаборатории морских млекопитающих ВНИРО (Москва).

[2] Методика автора, принятая ВНИРО, была уже применена для морфолого-систематического изучения азовско-черноморских фоцен (В. И. Цалкин, Зоол. журн. XVII, в. 4, 1938).

ряда технических особенностей от условий изучения крупных китов, что, несомненно, требуют своей особой методики.

I. МАТЕРИАЛЫ ИЗУЧЕНИЯ СИСТЕМАТИКИ БЕЛУХ (DELPHINAPTERUS LEUCAS D. FREIMANI, D. DOROFEEVI)

По поручению лаборатории морских млекопитающих ВНИРО автор настоящей статьи подверг изучению весь краниологический материал по белухе, имевшийся в коллекциях названной лаборатории и Зоологического музея МГУ. Всего изучено 39 черепов, распределяющихся по месту происхождения следующим образом: Карское море (Обская губа, о. Диксон) — 22 черепа, Белое море (в южной его части) — 10 черепов и Охотское море (у северной части Сахалина) — 7 черепов. В дополнение к этому просмотрено и промерено несколько черепов коллекции Зоологического института Академии Наук СССР (из районов Новой Земли, Шпицбергена, Гренландии).

Сильная индивидуальная изменчивость, свойственная черепам китообразных, чрезвычайно усложнила задачу изучения географической изменчивости белух по краниологическим признакам. При самом внимательном просмотре и сравнении «на-глаз» черепов из указанных выше географических пунктов нельзя было подметить в различиях между ними никакой определенной закономерности. Так как возможность применения вариационно-статистического метода в данном случае совершенно исключалась, пришлось использовать другой прием, который, как нам казалось, мог дать ценные указания.

Все черепа были подвергнуты детальной краниометрической обработке, охватившей очень большое количество показателей. Дальнейшая практика привела к сокращению до 42.

Измерения черепов: 1) общая длина черепа от заднего края затылочных мыщелков до конца рыла; 2) основная длина черепа от середины нижнего края затылочного отверстия до заднего края передних альвеол; 3) длина basioccipitale от нижнего края затылочного отверстия до hamuli pterygoidei; 4) длина лицевого отдела от переднего края вырезки дыхала до конца рыла; 5) длина мозгового отдела от заднего края затылочных мыщелков до переднего края вырезки дыхала (практически получается вычитанием 4 промера из 1); 6) длина твердого неба от palato-basal'ного шва до переднего края передних альвеол; 7) длина носовой кости от внутреннего угла fronto-nasal'ного шва до внешнего угла nasalo-maxillar'ного шва; 8) длина maxillo-praemaxillar'ного шва между крайними точками шва (по левой и правой стороне); 9) длина рыла от линии максиллярных вырезок (см. рис. 1) до конца рыла; 10) расстояние между передним краем вырезки дыхала и линией максиллярных вырезок (получено вычитанием промера 9 из 4); 11) длина praemaxillae — наибольшая (по левой и правой стороне); 12) наибольшая ширина черепа — расстояние между наиболее выдающимися в бока точками черепа; 13) скуловая ширина — расстояние между задними концами скуловых дуг; 14) наибольшая ширина мозговой коробки; 15) ширина supraoccipitale — наибольшая; 16) кондилярная ширина—расстояние между внешними боковыми краями затылочных мыщелков; 17) кондилярная высота — расстояние между верхним и нижним внешними краями затылочных мыщелков; 18) поперечный диаметр дыхала; 19) высота затылочного отверстия — наибольшая; 20) ширина затылочного отверстия — наибольшая; 21) ширина «развилка» praemaxillae — наибольшая (см. рис. 1); 22) длина praemaxillar'ного шва; 23) наибольшая высота черепа — расстояние между наиболее выдающимися вверх и вниз точками задней части черепа; 24) высота затылочной области от нижнего края basioccipitale под затылочным отверстием до вершины затылочного гребня по средней линии; 25) ширина рыла в плоскости третьих зубов; 26) то же в плоскости пятых зубов; 27) то же в плоскости крайних задних зубов; 28) то же в основании на линии максиллярных вырезок; 29) ширина верхнечелюстной кости в плоскости крайних задних зубов — по левой стороне; 30) высота рыла в той же плоскости — по отвесу; 31) ширина верхнечелюстной кости в плоскости третьего зуба — по левой стороне; 32) высота рыла в той же плоскости — по отвесу; 33) длина нижней челюсти от заднего края сочленовного выступа до передней точки челюсти; 34) ширина нижней челюсти в плоскости третьих зубов; 35) то же в плоскости крайних задних зубов; 36) то же в основании — между крайними точками proc. angularis и proc. coronoideus; 37) длина альвеолярного ряда верхней челюсти от заднего края альвеолы последнего зуба до переднего края альвеолы первого зуба (с правой и левой стороны); 38) длина альвеолярного ряда нижней челюсти (тем же способом); 39) количество зубов в верхней челюсти (с правой и левой стороны по альвеолам); 40) то же в нижней челюсти; 41) длина пятого зуба

верхней и нижней челюстей; 42) диаметр пятого зуба у основания — в верхней и нижней челюстях.

Примечание. Все промеры брались по прямой линии при помощи штангциркуля. Схема черепа с обозначением некоторых принятых здесь признаков дана на рис. 1.

Полученные данные в первую очередь были использованы для выяснения наличия половой изменчивости черепов. Как удалось установить, таковая если и выражена у белух, то в столь незначительной степени, что при дальнейшем анализе признаков ею можно было вполне пренебречь.

Сравнительный анализ черепных признаков белух разных районов был проведен двумя путями: путем сравнения абсолютных измерений и путем сопоставления процентных отношений (индексов).

Сравнивались черепа одновозрастных животных.

Ниже приводим результаты сравнения некоторых индексов черепов белух разных морей (табл. 1).

При анализе приведенных данных обратил на себя внимание самый характер соотношения ряда признаков у отдельных групп черепов. Так, например, индекс 1 обнаруживает сходство у беломорских и охотских белух и довольно заметно отличает эти группы от карских белух. Совершенно аналогичное соотношение обнаруживают связанные с 1 индексом 3 и 5 индексы.

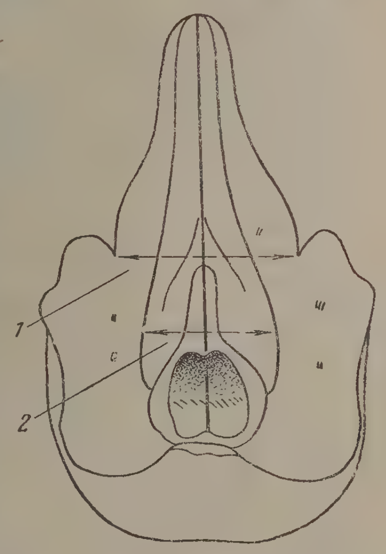


Рис. 1. Череп белухи. 1 — линия максиллярных вырезок; 2 — ширина «развилка» praemaxillae

Таким образом, можно было бы противопоставить карским белухам взятых вместе южнобеломорских и охотских. Однако индекс 9 обнаруживает уже различие между последними двумя группами, сближая по этому признаку южнобеломорских белух с карскими. Индекс 11, наоборот, обнаруживает почти полное тождество у белух карских и охотских, весьма заметно отличая их от южнобеломорских. Наконец, индекс 13 снова сходен у карских и южнобеломорских белух, несколько отличая их от белух охотских. Доволно наглядно разобранные соотношения выступают на прилагаемом графике (рис. 2). Как видно из него, наиболее резкие расхождения дают индексы 3 и 11.

Полученная картина соотношения краниометрических показателей дала возможность уловить некоторые ускользавшие до этого различия в общем внешнем облике черепов (общей конфигурации, структуре отдельных областей и пр.).

Это позволило нам высказаться о наличии признаков географической изменчивости у белух, т. е. о вероятной систематической неоднородности обитающих разные моря групп этих животных

Интересно, что одновременно с нами и совершенно независимо к аналогичному выводу пришел С. К. Клумов на основании сравнения внешних морфологических и биологических особенностей тех же групп белух. Это чрезвычайно ценное в методическом отношении совпадение позволило с достаточной уверенностью и отчетливостью разобраться в систематических отношениях наших белух.

По внешним морфологическим признакам и биологическим особенностям белухи южной части Белого моря и белухи Охотского

Таблица 1. Средние некоторых индексов черепов белух разных морей

Индексы	Карские белухи	Южнобеломорские белухи	Охотские белухи
1. Наибольшая ширина черепа к общей длине черепа	50,8	54,5	53,2
2. Ширина мозговой коробки к общей длине	39,2	40,1	38,6
3. Наибольшая высота черепа к наибольшей ширине	73,2	67,7	69,1
4. Наибольшая высота черепа к общей длине его	38,8	37,0	36,1
5. Высота мозговой коробки к наибольшей ширине черепа	60,9	57,7	58,0
6. Высота мозговой коробки к общей длине	32,8	32,0	31,9
7. Кондилярная высота к ее ширине	59,7	59,6	60,2
8. Высота рыла в плоскости задних зубов к его длине	15,1	16,5	16,6
9. Ширина рыла у основания к наибольшей ширине черепа	58,7	57,8	61,0
10. Ширина рыла у основания к общей длине черепа	30,4	31,6	32,5
11. Длина рыла к общей длине черепа	50,0	44,1	50,2
12. Длина нижней челюсти к общей длине черепа	76,0	75,0	76,6
13. Ширина нижней челюсти у основания к длине ее	26,1	26,3	24,6
14. Длина basioccipitale к общей длине черепа	34,3	34,6	35,9

моря оказались настолько отличными друг от друга и от типичной палассовой белухи Карского моря (Delphinapterus leucas Pall.), что их с достаточным основанием можно было выделить в самостоятельные формы видового порядка: южнобеломорскую (D. freimani Klum. (5) и охотскую (D. dorofeevi Barab. et Klum. (7)[1].

В табл. 2 сопоставлены основные диагностические признаки черепов двух новых форм (см. также нашу работу в Journal of Mammalogy (2).

Основные внешние морфологические различия новых форм белух, по данным С. К. Клумова, выражены в средних размерах возрастных групп (южнобеломорская белуха меньше, а охотская крупнее типичной белухи), в степени развития рудимента спинного плавника (хорошо выражен у типичной формы и почти отсутствует у охотской), в степени «горбатости» (южнобеломорская белуха более, а охотская менее «горбата», чем типичная форма), в интенсивности окраски на ранних возрастных стадиях (южнобеломорская белуха на ранних стадиях окрашена слабее, а охотская сильнее по сравнению с типичной формой). В качестве биологических различий указаны расхождения в сроках спаривания и в составе основных кормовых объектов описанных форм белух.

Приходится пожалеть, что С. К. Клумовым не было проведено подробное измерение частей тела белух для установления различий в пропорциях, которые по всей вероятности имеются (вообще детальные морфологические данные мы имеем лишь для типичной карской белухи (8). Для строго научного обоснования различий в каких бы то ни было морфологических признаках цифровое выражение

[1] На основании тщательного изучения распределения белухи на европейско-азиатском севере С. К. Клумов (6) пришел к заключению, что белуха, обитающая Карское море, составляет одно целое с белухой Баренцова моря.

этих признаков (а стало быть, и их различий) представляется нам совершенно необходимым.

В заключение отметим, что исследованые нами описанным выше методом 2 черепа белух из района Новой Земли оказались более или менее приближающимися к черепу типичной формы. Что же касается 2 черепов из районов Шпицбергена и Гренландии, то они дали некоторые указания на большую их близость к черепу охотской формы, чем к черепу типичной. Развитие дальнейших исследований в данном направлении послужит, конечно, к уточнению существующих взглядов на распределение белух.

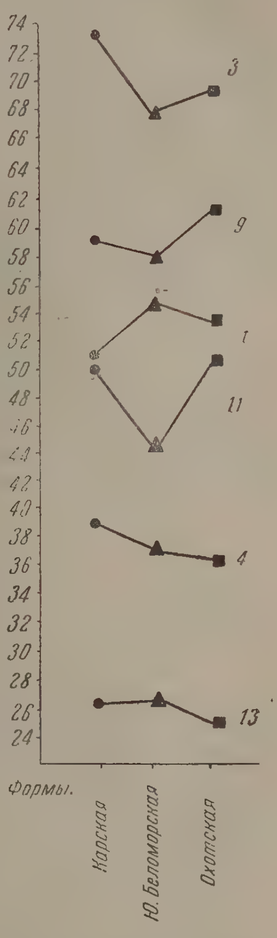


Рис. 2. График соотношения некоторых черепных индексов белух (в кружках—номера индексов по таблице индексов)

Если принять во внимание ряд условий (особенно ледового режима) морей Северного Ледовитого океана и северной части Тихого и Атлантического океанов, то предположение о систематической неоднородности белух этих морей напрашивается само собой. Данные С. К. Клумова и наши указывают на существование по крайней мере трех форм белух — ледовитоокеанской (типичной), южнобеломорской и тихоокеанской[1]. В. Г. Гептнер (3) выделяет в особое стадо гренландско - шпицбергенских белух. Общий характер структуры черепа белух этой группы позволяет предположить, что и в систематическом отношении они будут со временем выделены в особую форму.

Известный интерес в нашем вопросе представляет картина соотношения размеров белух разных форм.

Увеличение размера у тихоокеанской белухи по сравнению с типичной стоит в некотором противоречии с так называемым «правилом Бергмана», однако это явление выражено и у некоторых других морских млекопитающих. Тихоокеанские подвиды—Odobaenus rosmarus divergens и Poca vitulina largha — крупнее соответствующих типичных форм. Кроме того, у кольчатых нерп наблюдается обратное соотношение, так как самой крупной является сибирская форма (Phoca hispida birulai), а самой мелкой-охотская (Phoca h. ochotensis). Как видно уже из этого, установить определенную закономерность в распределении размеров морских млекопитающих трудно.

Более мелкие размеры ледовитоокеанской популяции белухи частично могут быть объяснены в отношении типичной формы акваториально суживающим значением ледового режима в области ее распространения, а в отношении южнобеломорской формы—ограни-

[1] С. К. Клумов объединяет белуху Северного Ледовитого океана (типичную и южнобеломорскую формы) с белухой северной части Атлантического океана в одну атлантическую популяцию, противопоставляя ей тихоокеанскую популяцию (в состав последней, помимо охотской формы, вполне возможно, входят и другие близкие формы).

Таблица 2. Диагностические признаки черепов южнобеломорских и охотских белух

Южнобеломорская белуха	Охотская белуха
1. Черепная коробка широкая (отношение наибольшей ширины черепа к общей его длине составляет в среднем 54%, вместо 50,8% у типичной формы). Череп соответственно кажется сильно уплощенным (отношение наибольшей высоты черепа к наибольшей его ширине составляет в среднем 67,7% вместо 73,2% у типичной формы, а отношение высоты мозговой коробки к наибольшей ширине черепа 57,7% вместо 60,9% у типичной формы). На самом деле уплощение выражено не так резко (отношение наибольшей высоты черепа к общей его длине 37% вместо 38,8% у типичной формы).	1. Череп расширенный (отношение наибольшей ширины черепа к общей его длине составляет в среднем 53,2% вместо 50,8% у типичной формы; отсюда отношение наибольшей высоты черепа к наибольшей его ширине в среднем 69,1% вместо 73,2% у типичной формы, а отношение высоты мозговой коробки к наиболшей ширине черепа 58% вместо 60,9%). Череп несколько уплощенный (отношение наибольшей высоты черепа к общей его длине 36,1% вместо 38,8% у типичной формы).
2. Рыло укорочено (отношение длины его к общей длине черепа составляет в среднем 44,1% вместо 50% у типичной формы).	2. Рыло не укорочено, но отличается от такового типичной формы расширенным основанием (отношение ширины рыла в основании к наибольшей ширине черепа составляет в среднем 61% вместо 58.7%, а к общей длине черепа 32,5 вместо 30,4%). Нижняя челюсть несколько уже, чем у типичной формы (отношение ширины нижней челюсти в основании к ее длине 24,6% вместо 26,1% у типичной формы).
3. По ширине и высоте череп скорее приближается к черепу D. dorofeevi, от которого, однако, отличается как и от черепа типичной формы укороченной ростральной частью.	3. В основном череп отличается от черепа типичной формы более уплощенным верхним профилем и более широкой в основании ростральной частью. По общему впечатлению он несколько более массивен и обладает более прямым рылом, не образующим, как часто наблюдается у типичной формы, значительной и огнутости вниз в основной или средней его части.
Общие размеры черепов наименьшие.	Общие размеры черепов наибольшие.

чением летнего ее распространения сравнительно весьма малым районом. Конечно имеются и многие другие причины, касаться которых здесь нет возможности.

Совершенно ясно, что общие размеры морских млекопитающих могут иметь весьма существенное значение в качестве критерия для систематической диференцировки.

II. МАТЕРИАЛЫ ИЗУЧЕНИЯ СИСТЕМАТИКИ ЧЕРНОМОРСКИХ ДЕЛЬФИНОВ (DELPHINUS DELPHIS PONTICUS)

Совершенно особый интерес представляет проведенное нами, также по поручению лаборатории морских млекопитающих ВНИРО, морфолого-систематическое изучение трех видов дельфинов Черного моря (Delphinus delphis, Tursiops trunsatus и Phocaena relicta). Благодаря массовой добыче этих животных мы могли широко применить здесь комбинированный метод анализа целого ряда признаков, выйдя далеко за пределы обычных приемов изучения систематики млекопитающих.

В настоящей работе мы остановимся на рассмотрении хода систематического анализа черноморского дельфина Delphinus delphis ponticus Barabasch, в отношении которого мы располагали наиболее полным материалом (к остальным видам дельфинов Черного моря был применен совершенно аналогичный метод).

При изучении D. delphis ponticus были подвергнуты анализу краниологические признаки (по 73 черепам), внешние морфологические признаки (свыше 25 тысяч измерений длины тела и свыше полуторы тысячи серий «многократных» промеров частей тела), меристические (счетные) признаки (по 123 полным скелетам и 160 скелетам плавников) и, наконец, цветовые признаки (по 280 зарисовкам раскрасок тела).

Весь этот колоссальный материал был собран черноморской экспедицией ВНИРО (в состав которой входил автор настоящей работы) при посредстве береговых наблюдательских пунктов, организованных в трех основных промысловых точках: Ялте, Новороссийске и Батуми.

Измерения черепов брались в основном по той же схеме, что и для черепов белух (см). Некоторые изменения были введены лишь в следующие промеры: межглазничная ширина бралась в самом узком месте межглазничного промежутка; ширина рыла в средней части бралась на линии, делящей пополам длину рыла; ширина praemaxillae в средней части—по той же линии; высота затылочной области бралась от нижнего края затылочных мыщелков до вершины затылочного гребня по средней линии черепа; длина basioccipitale бралась от нижнего края затылочного отверстия до крайней точки на границе с vomer; длина и ширина зуба брались по зубам средней части рыла верхней челюсти. Кроме того, учитывалась частота зубов, т. е. количество зубов на протяжении 2,5 см в средней части рыла, и введены измерения длины и ширины весьма резко обозначенной в черепе дельфинов височно-теменной впадины по правой и левой стороне. Не применялись следующие промеры из перечисленных выше: 25, 26, 27, 31, 32, 34, 41 и 42.

Серийные измерения частей тела производились по нижеследующей схеме [1].

Измерения тела дельфинов

1. Зоологическая длина—расстояние от конца (переднего края) нижней челюсти до вырезки хвостового плавника по брюшной стороне.
2. Антепекторальное расстояние от переднего края нижней челюсти до переднего края основания грудного плавника [2].
3. Расстояние от конца нижней челюсти до угла рта.
4. Расстояние от конца верхней челюсти до переднего угла рта.
5. Расстояние от конца верхней челюсти до переднего угла глаза.
6. Расстояние от конца верхней челюсти до средины выемки дыхала.
7. Длина грудного плавника от переднего края основания грудного плавника до его конца.
8. Антедорзальное расстояние от конца верхней челюсти до переднего края основания спинного плавника по прямой.
9. Высота спинного плавника от первого края основания спинного плавника до вершины последнего по прямой.
10. Полуобхват тела впереди грудных плавников—расстояние между передними краями основания грудных плавников, взятое через спину.
11. Длина лопасти хвостового плавника от вырезки хвостового плавника до конца левой лопасти по прямой

Примечание. Перечисленные промеры (бравшиеся всюду без исключения по целому дельфину сантиметровой лентой) увязывались с датой, местом улова, полом, общей характеристикой окраски и частично с состоянием половой системы (размерами семенников, состоянием матки).

---

[1] Схемой «Discovery» принято 26 измерений тела крупных китов. Нами первоначально было введено 18 измерений, которые в процессе работы пришлось сократить до 11. На пунктах первичной обработки дельфины в отличие от крупных китов не лежат подолгу в распоряжении наблюдателей, а сейчас же по доставке идут в обработку. Наблюдателям с трудом удавалось проделать и 11 принятых измерений. Таким образом, увеличение количества измерений до 18 или 26 неизбежно привело бы к резкому сокращению пропускной способности наблюдателей, что было бы, конечно, весьма нежелательно, а по существу и не диктовалось необходимостью.

[2] Антепекторальное расстояние может быть принято и как длина головы, так как передний край основания грудного плавника приходится почти на линии задней крайней точки черепа.

В процессе сбора материала работа наблюдателей периодически проверялась. Для установления однородности в измерениях и введения поправок на индивидуальные особенности измерителей был произведен ряд контрольных промеров.

Нужно отметить, что крупнейший авторитет по систематике морских млекопитающих проф. Н. А. Смирнов в письме к нам высказал сомнение в надежности признаков, связанных с точками переднего края основания как спинного, так и грудного плавников (по нашему способу измерения). В силу этого считаем нелишним остановиться на данном вопросе несколько подробнее. Точка начала спинного плавника очень хорошо улавливается при проведении палочкой (карандашом) по спине животного от головы назад до упора в спинной плавник (рис. 3). Как показала практика, в дальнейшем эта точка легко и весьма точно определяется и без этого приема—на глаз. В проведенных нами многократных контрольных промерах как одним, так и несколькими измерителями (по одной и той же туше дельфина) расхождения по данному признаку получались ничтожные. Что же касается точки начала грудного плавника, то последняя со-

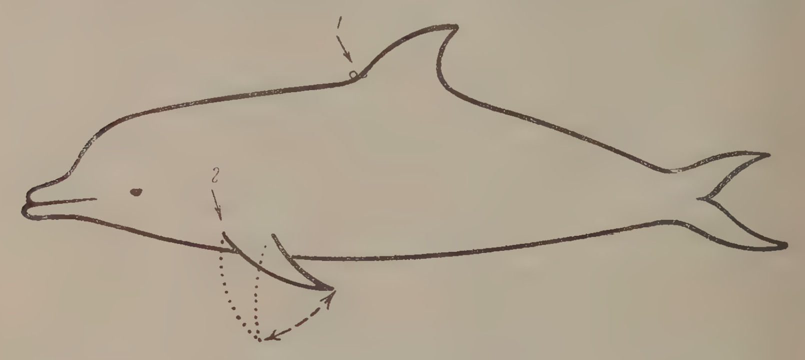


Рис. 3. Способ определения точек начала спинного (1) и грудного (2) плавников у дельфина

вершенно безошибочно устанавливается при отведении грудного плавника в положение, перпендикулярное к оси тела (вершина угла, образуемого внешним краем плавника у основания и телом, и принимается как точка начала плавника; рис. 3). Эта точка, по крайней мере у дельфинов, является одной из наиболее точно определяемых, почти не дающих отклонения при повторных контрольных измерениях.

Для учета меристических признаков просматривались на заводах по обработке дельфинов освобожденные от мяса костяки (подсчитывалось количество позвонков и ребер), а также применялась на самых промыслах препаровка плавников дельфинов с целью подсчета фаланг пальцев[1].

Наконец, для получения сравнительного материала по признаку раскраски тела дельфинов нами был введен метод, названный нами «методом заполнения контуров». В заготовленные в большом количестве карточки с трафаретным рисунком контура тела дельфина вписывались все особенности раскраски каждого данного индивидуума с нанесением размеров некоторых полос и цветных полей и обозначением (условной штриховкой) их окраски.

---

[1] Для этого с плавника острым ножом срезывались тонкие пластинки (по плоскости плавника) до обнажения фаланг. От применения мацерации пришлось отказаться, так как при этом легко утрачивались мелкие хрящевые элементы крайних фаланг.

Полученный с помощью этого метода материал в значительной степени заменил отсутствующие серии шкур. Как показал опыт, данный метод является достаточно точным и в применении значительно более удобным, чем фотографирование[1].

Обширность всех указанных выше материалов по систематике дельфинов позволила нам применить для их обработки вариационно-статистический метод.

Анализ по каждому признаку проводился в такой последовательности: 1) установление характера индивидуальной и возрастной изменчивости и полового диморфизма, 2) сравнительный анализ признаков черноморских D. delphis и дельфинов этого вида из других морей, 3) сравнительный анализ признаков черноморских дельфинов районов Ялты, Новороссийска и Батуми.

Не останавливаясь на первом разделе, имеющем лишь подсобное значение в систематическом изучении, отметим, что половой диморфизм в пропорциях у дельфинов оказался выраженным настолько слабо, что им можно было вполне пренебречь при всех операциях, входящих во 2 и 3 разделы. К изложению хода исследований по этим двум последним разделам мы и переходим дальше. Для сравнения D. delphis других морей с нашим черноморским дельфином нам пришлось в основном пользоваться литературными данными[2]. Мы выделили из описаний D. delphis у ряда иностранных авторов (Fischer (11), True (9) и др.) признаки наиболее достоверные, обратив в первую очередь внимание на размеры тела и черепа. Выявившиеся при этом несомненно реальные отличия черноморского D. delphis (по размерам и характеру раскраски) послужили нам основанием для выделения его в особый понтический подвид (D. d. ponticus (1)[3]. К сожалению, мы не имели достаточных данных для сравнения наших дельфинов со средиземноморскими. Вполне возможно, что вместе эти две группы образуют особую отличную от океанических популяцию[4].

Большой теоретический интерес и практическое значение имеет вопрос, составляющий содержание последнего раздела нашего исследования: однороден или разнороден состав черноморской популяции D. delphis?

Для выяснения этого вопроса мы прежде всего проанализировали биометрические данные по ряду признаков в отдельности для дельфинов ялтинского, новороссийского и батумского районов. Установив однородность состава групп дельфинов в каждом из названных районов, мы перешли к сопоставлению этих групп между собой. При этом мы пользовались как абсолютными величинами, так и главным образом индексами. Сравнению, конечно, подвергались одновозрастные категории дельфинов.

Рассмотрим результаты сравнения по отдельным признакам.

1. Краниологические признаки. Сравнивались путем применения указанного выше метода многочисленных измерений признаки строго одновозрастных черепов дельфинов разных районов (34 ялтинского, 29 новороссийского, 10 батумского районов)[5]. Краниомет-

---

[1] Не говоря уже о тех трудностях, которые связаны с фотографированием в условиях промысла (где к тому же обработка зверя почти всегда производится ночью), фотография не дает достаточно четкого для сравнительного анализа изображения как расположения цветовых элементов, так и интенсивности их окраски.

[2] Исследован также и весьма незначительный материал коллекции Зоологического института Академии Наук и некоторых других учреждений.

[3] Подобным же образом нами был выделен в дальнейшем понтический подвид Tursiops truncatus (работа печатается).

[4] Хотя Fischer и не нашел существенных различий между D. delphis Средиземного моря и Атлантического океана, но по незначительности материала, которым располагал этот автор, его выводы не могут быть признаны достаточно убедительными.

[5] Сравнение для большей осторожности проводилось с учетом пола.

рический анализ показал наличие расхождения между батумскими черепами, с одной стороны, и ялтинскими и новороссийскими—с другой (последние две группы черепов оказались вполне однородными). Расхождение дали длина мозгового отдела (более короткого у батумских

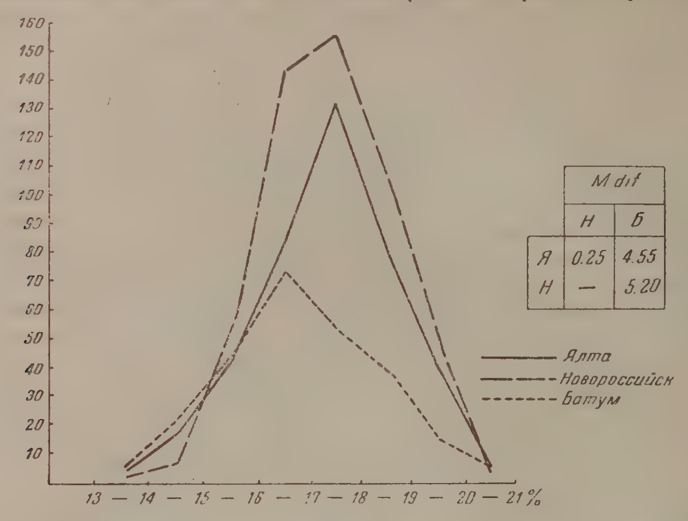


Рис. 4. График индексов грудного плавника D. delphis ponticus (к зоологич. длине)

черепов по сравнению с новороссийскими и ялтинскими) и связанные с ней другие признаки. Подробное изучение изменчивости черепа черноморского дельфина, выполненное под нашим руководством научным сотрудником ВНИРО И. Ф. Трюбер (10), подтвердило

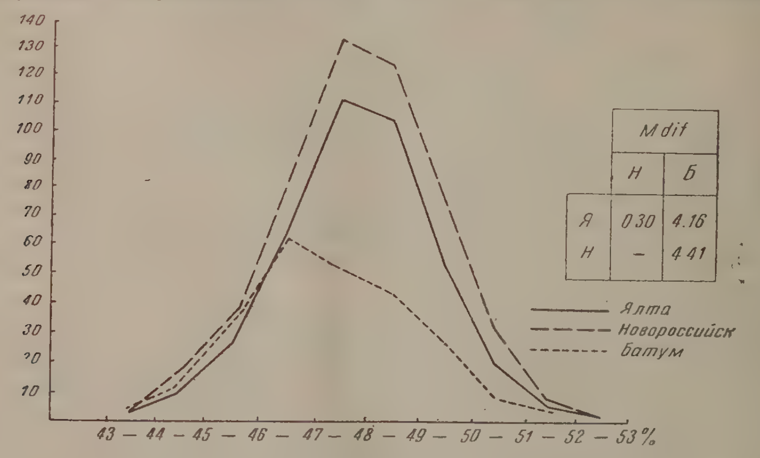


Рис. 5. График индексов антедорзального расстояния D. delphis ponticus (к зоологич. длине)

это расхождение, показав к тому же, что длина мозгового отдела является у D. delphis ponticus признаком весьма стойким (с коэфициентом вариации = 3,0). Последнее обстоятельство дало основание отнестись к выявленному расхождению с особым вниманием.

2. Внешние морфологические признаки. Анализу подвергнуто свыше тысячи наиболее надежных серий промеров частей тела и свыше 25 тысяч измерений длины тела D. delphis ponticus разных

районов. Батумские дельфины оказались отличными от ялтинских и новороссийских по длине грудного плавника, антедорзальному расстоянию и длине спинного плавника, как это ясно видно из прилагаемых графиков (рис. 4, 5, 6). Кроме того, средние размеры ба-

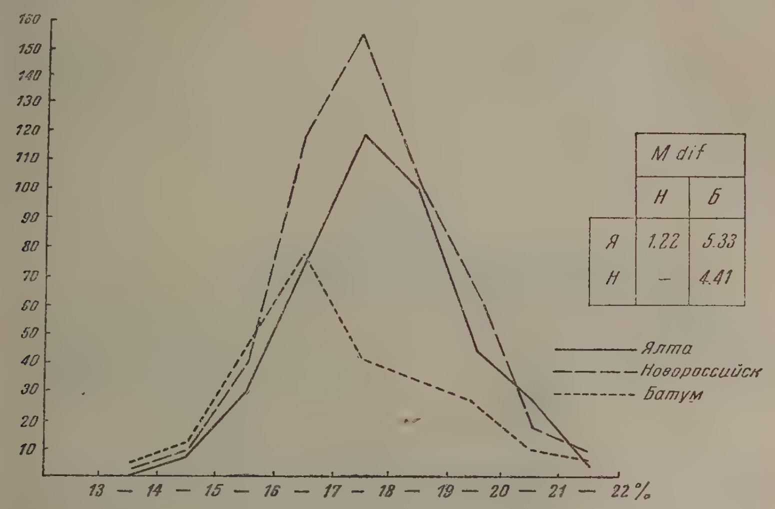


Рис. 6. График индексов длины спинного плавника D. delphis ponticus (к зоологич. длине)

тумских дельфинов оказались несколько меньшими по сравнению с ялтинскими и новороссийскими.

3. Цветовые признаки. Сравнение проводилось, главным образом, при помощи применения нашего метода «заполнения контуров» (заполнено 68 контуров полностью и 212 частично). Для обозначения степени интенсивности окраски была принята трехбалльная шкала:

I — преобладающая окраска боков и грудного плавника светло-серая.

II — преобладающая окраска тех же частей темносерая.

III — окраска смешанного характера.

И по этим признакам батумские дельфины обнаружили расхождение с дельфинами двух других районов, как это видно из соответствующего графика (рис. 7). Одна из наиболее характерных вариаций раскраски тела D. delphis ponticus, зафиксированная при помощи метода заполнения контуров, показана на рис. 8.

80
70
60
50
40
30
20
10
I II III
Типы окрасок

	M dif	
	Н	Б
Я	0.70	3.00
Н	–	3.90

Ялта
Новороссийск
Батум

Рис. 7. График соотношения типов окраски D. delphis ponticus

4. Меристические признаки. Проанализированы счетные признаки (числа позвонков, ребер, фаланг пальцев) свыше 150 дельфинов разных районов. Обнаружено некоторое несоответствие в характере вариирования фаланг пальцев у батумских дельфинов по сравнению с дельфинами других районов (тенденция к сокращению числа фаланг).

Таким образом, ряд признаков, отличающих батумских дельфинов от ялтинских и новороссийских (длина мозгового отдела черепа,

общие размеры тела, длина грудного и спинного плавников, антедорзальное расстояние, характер окраски), позволил нам наметить расчленение D. delphis ponticus на две систематических группы (nationes): северо-восточную (ялтинско-новороссийские дельфины) и юго-восточную (батумские и анатолийские дельфины).

Причины, которые могли привести понтическую популяцию к указанной диференцировке, трудно объяснимы. Невольно напрашивается предположение, что выделенные группы прошли разные исторические пути, о чем нами выдвинута особая гипотеза, рассмотрение которой не входит в круг задач настоящей статьи.

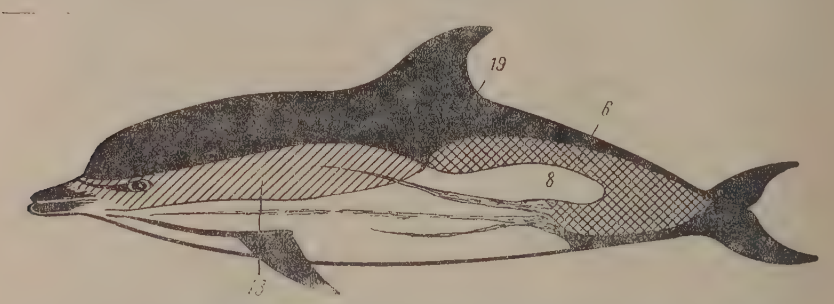


Рис. 8. Одна из вариаций окраски D. delphis ponticus (Ялта, № 24, L170♂), зарегистрированная при помощи метода заполнения контуров

Материалы, полученные из Одесского района, позволяют предположить близость (идентичность) дельфинов этого района с батумскими дельфинами (юго-восточной группой). В таком случае, возможно, что группа, названная нами условно юго-восточной, на самом деле локализуется в нескольких окраинных участках Черного моря, в то время как группа северо-восточная занимает всю его центральную часть.

Каждая из названных групп не представляет узко замкнутой акваториально-обособленной отдельности. В частности, локализация юго-восточной группы в батумском районе относится в основном к зимне-весеннему периоду. В летне-осенний период дельфины этой группы в массе уходят отсюда, повидимому, в связи с недостатком корма. Насколько обособлены их пастбища в этот период, пока судить трудно. Во всяком случае самый характер питания северо-восточной и юго-восточной групп оказывается различным, так как северо-восточная группа обеспечена пищей в районе своего обитания в течение всего года, в то время как юго-восточная — только в зимне-весенний период, что вынуждает ее летом отыскивать корм в других районах.

Приведенные особенности кормового режима дельфинов достаточно отчетливо установлены специальным исследованием С. Е. Клейненберга (4).

Ценные указания по вопросу о наметившейся диференцировке черноморских дельфинов может дать мечение этих животных. Оно потребует, однако, весьма длительного периода для разрешения поставленного здесь вопроса.

В заключение отметим, что уменьшение размеров понтической популяции D. delphis представляет явление, общее не только для всех черноморских форм китообразных, но и для многих других животных, населяющих Черное море (рыб, моллюсков).

Если для ряда организмов это явление можно объяснить влиянием понижения солености и температуры, то для дельфинов указанные факторы могут иметь лишь второстепенное, главным образом кос-

венное, значение (обусловливая те соотношения в среде более низко организованных животных, которые в конечном итоге могут отражаться на питании и распределении дельфинов). Учитывая весьма низкую температуру Черного моря, мы должны признать уменьшение размеров черноморских китообразных в этом море противоречащим правилу Бергмана.

Рассматриваемое явление может получить свое объяснение при допущении аналогии между фауной относительно небольшого, более или менее изолированного водоема, каковым является Черное море, и островной фауной, где также обычно не проявляется правило Бергмана (островные подвиды млекопитающих, независимо от широтного положения острова, уменьшаются в размерах по сравнению с материковыми).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Опыт изучения систематики Cetacea приводит к следующим выводам методического характера.

1. Исследования таксономического положения китообразных должны проводиться широким комбинированным методом с анализом целого ряда морфологических (внешних, пластических, краниологических, остеологических вообще), цветовых и меристических признаков.

2. Из всех перечисленных признаков наиболее существенны внешние морфологические и пластические признаки (общие размеры, конфигурация тела и отдельных его частей, пропорции) и цветовые признаки (характер раскраски, окраска и ее интенсивность).

Краниологический материал дает значительно менее ясные указания на таксономическое положение китообразных. Это позволяет в случае отсутствия достаточного количества черепов (что при изучении крупных китов будет постоянным явлением) пренебрегать данным пробелом, перенеся центр внимания на другие признаки [1].

3. Минимальный предел количества материала, необходимого для установления систематического положения китообразных, колеблется в зависимости от характера изменчивости данного объекта и общего направления исследования. При установлении таксономического положения видового или подвидового значения материал может быть более или менее ограниченным, но в таком случае необходимо оперировать суммой многих признаков в целях устранения влияния трансгрессии отдельных признаков. В случае же изучения низших таксономических единиц (в пределах подвида) обязательным условием является массовость материала, допускающая применение вариационно-статистического метода обработки.

Для достижения исчерпывающей точности и полноты систематическому изучению китообразных должно предшествовать изучение амплитуд индивидуальной, возрастной и половой изменчивости (с целью устранения возможности затемнения ими действительной картины соотношений систематических признаков).

4. При изучении данных по цветовому признаку таковые должны быть распределены по сезонам, так как этот фактор может оказывать некоторое влияние на характер окраски (главным образом на интенсивность окраски).

5. Несомненно, для исчерпывающей полноты выводов о таксономическом положении любых животных, помимо морфологического анализа, необходим учет как биологических данных, так и геогра-

[1] Следует, между прочим, уделить соответствующее внимание форме и строению отдельных костей скелета (грудины, лопаток) как признакам, которые могут иметь систематическое значение.

фического распространения, чем, к сожалению, довольно часто пренебрегают систематики.

ЛИТЕРАТУРА

1. Барабаш И. И., Бюлл. Моск. о-ва исп. прир., биол. отд., т. XLIV, в. 5, 1935.— 2. Barabash I. I. Journ. of Mammalogy, v. 18, № 4, 1937.—3. Гептнер В. Г., Труды Научно-исследовательского института зоологии МГУ, т. II, в. 2, 1930.—4. Клейненберг С. Е., Бюлл. моск. о-ва исп. прир., биол. отд., т. XIУ, в. 5, 1936.—5. Клумов С. К., Рыбное хозяйство СССР, № 7, 1935.—6 Клумов С. К., Труды полярной комиссии, в. 27, 1936.—7. Клумов С. К. и Барабаш И. И., Рыбное хозяйство СССР, № 11, 1935.—8. Остроумов Н. А., Труды Сибирской научной рыбохозяйственной станции, Красноярск, т. IV, в. 1, 1929.—9. True F. W., Bull of the Unit. St. Nat. Mus., № 36, Washington, 1889.—10. Трюбер И. Ф. Бюлл., Моск. о-ва исп. прир., биол. отд., т. XLVI, в. 1, 1937.—11. Fischer P., Acte de la Soc. Linn. Bord., V, 1881.

ON THE METHODS OF TAXONOMIC INVESTIGATION OF THE DELPHINIDAE

I. I. Barabash-Nikiforoff

(The laboratory of marine mammals, Institute of Fishery and Oceanography)

Summary

I. 39 skulls of the white whales were investigatedin regard to 43 characters.

II. The Black Sea Dolphin, Delphinus delphis was studied according to the following characters:

a) Craniological measurements (73 skulls); b) external morphological (over 25 thousand of body measurements and over 1.5 thousond serial measuments of the ports of the body); c) meristic (numeral) (123 complete skeletons and 160 skeletons of the finns); d) colouring (280 drawings after nature).

III. On the basis of biometreal data the author described the subspecies D. delphis ponticus which very likely includes two races.

The author came to the following general conclusuons:

1. The investigation of the taxonomy of the Delphinidae must be based on the analysis of morphological characters and coloration.

2. The external morphological and plastic characters are more important than the croniological ones.

3. In studying the coloration one must take into consederation that its intensity can be changed according to season.

4. Biological data and geographical distribution must also be taken into consideraten.

СОДЕРЖАНИЕ XVII ТОМА

ОГЛАВЛЕНИЕ

CONTENTS

Технический редактор В. С. Григорьев

Сдан в набор 2.XI.1938 Подп. к печати 13.II.1939 г.
Формат бумаги 70×105 см. 9¼ печатн. л.+1 вклейка 61 000 знак. в печ. л.
Уполном. Главлита РСФСР № А 729 Тираж 1 900 экз. АНИ № 893 Заказ 1265

15 типография ОГИЗ треста «Полиграфкнига», Москва. Мал. Дмитровка, 18.